R 260 C 3 1ex ex

ISBN 2-85653-121-0

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

•

Série C, Sciences de la Terre

TOME XLVIII

Agnès LAURIAT-RAGE

LES ASTARTIDAE (BIVALVIA) DU REDONIEN (PLIOCÈNE ATLANTIQUE DE FRANCE) SYSTÉMATIQUE, BIOSTRATIGRAPHIE, BIOGÉOGRAPHIE

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)
—
1982

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

© *Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle*, 1982

Source : MNHN, Paris

R-260 C3

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la Terre, Tome XLVIII

LES ASTARTIDAE (BIVALVIA) DU REDONIEN (PLIOCÈNE ATLANTIQUE DE FRANCE) SYSTÉMATIQUE, BIOSTRATIGRAPHIE, BIOGÉOGRAPHIE

par

Agnès LAURIAT-RAGE *

SOMMAIRE

pages

I. — INTRODUCTION 5

II. — ÉTUDE DÉTAILLÉE DES ASTARTIDAE REDONIENNES 7

Astarte (Astarte) omalii La Jonkaire 12

A. — Historique 12

B. — Étude systématique 17

Astarte (Astarte) omalii omalii La Jonkaire 19

Astarte (Astarte) omalii scalaris Deshayes 25

1. — Étude morphologique de la race angevine 32

2. — Étude morphologique de la race nantaise 38

3. — Étude morphologique de la race de Palluau 43

Astarte (Astarte) solidula Deshayes 45

Astarte (Astarte) fusca (Poli) 50

Astarte (Astarte) fusca incrassata (Brocchi) 50

Astarte (Astarte) sulcata (Da Costa) 57

Astarte (Astarte) sulcata redonensis Lauriat-Rage 58

Astarte (Astarte) waeli Glibert 65

Astarte (Astarte) galeotti Nyst 67

Astarte (Digitariopsis) obliquata Sowerby 68

Astarte (Digitariopsis) obliquata obliquata Sowerby 70

Astarte (Digitariopsis) obliquata striatula Deshayes 75

Astarte (Digitariopsis) excurrens Wood 77

Astarte (Digitariopsis) excurrens excurrens Wood 80

1. — Étude morphologique de la race normande 80

1. — Étude morphologique de la race de Basse-Loire 81

* Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Astarte (Digitariopsis) excurrens lardeuxi Lauriat-Rage 83
Astarte (Digitariopsis) gruetl Lauriat-Rage 84
Astarte (Digitariopsis) forbesi Wood 85
Digitaria burdigalensis Deshayes 88
Digitaria digitaria (Linné) 91
1. — Étude morphologique de la forme non lancéolée 93
2. — Étude morphologique de *Digitaria digitaria* forma *lanceolata* 94
Goodallia parvula Wood 96
Goodallia triangularis (Montagu) 97

III. — CONCLUSIONS 101
A. — Résultats apportés par l'étude de chaque espèce 101
B. — Remarques finales 106

BIBLIOGRAPHIE 109

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

Les Astartidae représentent une partie importante des Bivalves du Redonien (Pliocène de l'Ouest de la France). Quatorze espèces ont été retenues et les spécimens sont nombreux. L'abondance et l'homogénéité (une seule sous-famille) du matériel ont permis une étude systématique poussée.

La morphologie est très variable ; des variations continues ont été suivies entre des types morphologiques extrêmes. Les caractères invariables ont été recherchés, ce sont essentiellement ceux qui permettent de définir les espèces. Ces caractères stables se situent dans la région umbonale (ornementation et orientation du crochet et, dans une moindre mesure, la charnière). Les variations affectent la taille, le rapport hauteur/longueur, la convexité, l'ornementation (en dehors de la région umbonale), les crénelures du bord palléal.

Chaque espèce peut présenter un morphotype différent suivant le gisement. Inversement, chez des espèces voisines, il peut apparaître de très fortes convergences dans un même gisement. En raison de ces variations, de nombreuses espèces avaient été décrites auparavant. Plusieurs espèces ont ainsi été placées en synonymie.

Divers problèmes ont été abordés. Chez les Bivalves, l'endémisme est moins net que chez les autres groupes. Cependant, chez les Astartidae, une espèce et quatre sous-espèces ne sont connues que dans le Redonien. Il existe des populations naines, mais elles ne justifient pas la création de taxons distincts et se rattachent à des espèces de taille normale. Certaines espèces systématiquement voisines, mais d'origine biogéographique différente, s'excluent mutuellement dans un même gisement. Les crénelures du bord palléal, qui avaient été considérées comme un caractère spécifique, correspondent en réalité à un dimorphisme sexuel. Elles confirment la présence d'individus adultes dans les populations naines.

L'endémisme était plus fort dans le golfe ligérien que dans le golfe de la Manche. Il a favorisé le maintien de faunes archaïques en fond de golfe (Anjou, Bretagne). Plusieurs gisements de fond de golfe sont plus anciens, mais aussi mieux placés pour conserver des survivants du Miocène.

Les espèces nordiques sont généralement pliocènes ou connues du Miocène supérieur tandis que les espèces atlanto-méditerranéennes sont surtout miocènes et apparaissent comme des reliques au Redonien ; une seule espèce d'origine méridionale se prolonge dans le Plio-Pléistocène.

Les Astartidae montrent aussi que les gisements redoniens ne sont pas synchrones.

ABSTRACT

The Astartidae represent an important part of the Bivalvia from the Redonian (Pliocene of Western France). 14 species have been identified and the specimens are very numerous. The abundance and the homogeneity (one sub-family only is present) of the fossils permit one to carry out an elaborate systematic study.

The morphology is very variable ; continuous variations have been followed up between extreme morphological types. However non-variable features are known ; these features, chiefly, allow us to define the species. These stable characters are located in the umbonal region (sculpture, orientation of the beak, and, in a lesser degree, the hinge). The variations concern the size, the heigt/length ratio, the convexity, the sculpture (except the umbonal region), the hinge, the marginal crenulations.

Each species may display a different morphological type in every locality. In the reverse order, in related species, strong convergences may appear when these species are present in a same locality. Because of these variations, numerous species were formerly named. Several of them have thus been synonymized.

Various problems have been tackled. In the Bivalvia, the endemicity is less marked than in the other groups. However, in the Astartidae, one species and four subspecies are only known from the Redonian. Dwarf

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE PARIS

Source : MNHN, Paris

populations are known but they do not deserve erection of new taxa, they are refered to normal sized species. Certain closely related species, but from different geographic origin, are almost mutually exclusive in a same locality. The marginal crenulations that have been regarded as a specific characteristic, are only the result of sexual dimorphism. They confirm the presence of adult individuals amongst the dwarf populations.

The endemicity was more marked in the Ligerian Gulf than in the channel Gulf. It favoured the survival of archaic faunas in the bottom of the gulf (Anjou, Brittany). Several localities in the bottom of the gulf are more ancient but also more likely to retain miocene relicts.

The species from Northern regions are generally pliocene or known from the upper Miocene whereas the Atlanto-Mediterranean species are chiefly miocene and appear as relicts in the Redonian. Only one Southern species went on until the Plio-Pleistocene.

The Astartidae indicate that the Redonian localities are not synchronous.

Source : MNHN, Paris

I. — INTRODUCTION

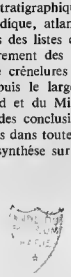
Les Astartidae, fréquentes en Europe au Néogène, contituent une part importante de la faune redonienne, tant par le nombre des espèces que par la richesse des populations. En effet, sur un total de 178 espèces recensées (réparties en 44 familles de Bivalves), 14 sont des Astartidae et la proportion en individus leur donne une place prédominante. Le pourcentage en espèces représenté par cette famille n'est donc pas négligeable ; par ailleurs, l'abondance et l'homogénéité du matériel ont été favorables à une étude systématique très poussée.

Le grand nombre des spécimens m'a permis d'observer un éventail très large des variations, et ainsi de suivre la variation continue de caractères entre des types morphologiques extrêmes. De cette manière, j'ai pu envisager l'espèce au sens biologique, alors que les anciens auteurs avaient considéré l'espèce dans une optique purement typologique. Je ne me suis pas contentée de décrire un morphotype seulement, mais j'ai essayé de signaler les caractères les plus stables, puis de décrire toutes les variations. J'ai donc pris comme base de travail la population, en ai observé les variations, puis comparé les populations entre elles. L'analyse de ces variations m'a conduit à regrouper des taxons et à rechercher pour chaque espèce les caractères stables qui persistent chez tous les morphotypes.

J'ai d'abord tenu compte des caractères morphologiques non quantifiables, et, par conséquent, accordé une grande place aux descriptions. Les principaux caractères m'ayant servi à séparer les espèces, reposent sur la description détaillée de la région umbonale (charnière, orientation de la pointe du crochet et ornementation de départ). J'ai complété ces descriptions par des études biométriques simples, rendues possibles par l'abondance des fossiles. Les mesures ont été faites à partir des dimensions habituellement retenues chez les Bivalves hétérodontes ; longueur, hauteur, convexité des valves, longueur de la lunule et de l'écusson ; signalons que la hauteur est souvent très difficile à mesurer en raison de l'absence de point de repère fixe sur le bord palléal. La plupart des graphiques ont été établis à partir du rapport convexité/longueur, qui s'est avéré le meilleur critère pour la séparation des populations.

Certaines espèces, montrant une grande répartition dans le temps ou dans l'espace, ont été subdivisées en sous-espèces ; j'ai également reconnu des subdivisions infrasubspécifiques, les différents types morphologiques résultant de la paléogéographie compliquée du golfe ligérien et du golfe de la Manche au Redonien. Toutes les questions d'ordre stratigraphique et paléobiogéographique ont été considérées dans un contexte européen (domaines nordique, atlantique et méditerranéen) du Miocène à l'Actuel, comme l'indiquent d'ailleurs les références des listes de synonymie.

Divers problèmes concernant plus particulièrement des convergences entre espèces voisines, le nanisme chez certaines populations, la présence de crénelures probablement liées à un dimorphisme sexuel, l'endémisme progressivement croisssant depuis le large jusque vers les régions abritées des golfes, l'antagonisme entre espèces venues du Nord et du Midi, l'archaïsme des faunes de fond de golfe, des interprétations phylogéniques menant à des conclusions stratigraphiques, ont été traités en détail dans le présent travail, mais également abordés dans toute une série de publications s'échelonnant de 1970 à 1980 ainsi que dans ma publication de synthèse sur le Redonien (1981).



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

II. — ÉTUDE DÉTAILLÉE DES ASTARTIDAE REDONIENNES

La famille des Astartidae a des origines très anciennes puisque les trois sous-familles qui la composent (Astartinae, Eriphylinae, Opinae) sont connues avec certitude dès le Dévonien. En effet, les Astartinae sont représentées à cette époque par le genre *Eodon* d'Allemagne, les Eriphylinae par le genre *Crassatellopsis* d'Allemagne également et les Opinae par le genre *Prosocoelus* d'Allemagne et du Spitzberg. Ces sous-familles sont stratigraphiquement inégalement réparties, montrant toutefois un maximum de développement au Mésozoïque.

Les Astartinae comportent le plus grand nombre de genres du Paléozoïque jusqu'à l'Actuel et ont peut-être une origine antérieure au Dévonien (? *Matteria* de l'Ordovicien moyen d'Amérique du Nord). Les Eriphylinae sont surtout présentes au Mésozoïque et, au début du Cénozoïque, un seul genre subsiste. Les Opinae sont essentiellement groupées au Mésozoïque qu'elles ne dépassent pas.

Les Astartinae constituent donc la seule sous-famille qui nous intéresse, étant encore bien représentée au Cénozoïque (huit genres) dont certains genres se sont prolongés jusqu'à l'Actuel (cinq genres). Par ailleurs, il est normal de remarquer que sur le plan morphologique (taille, forme, épaisseur, ornementation, charnière), il y a une coupure importante entre les Astartidae du Mésozoïque et celles du Cénozoïque, alors que le passage du Néogène à l'Actuel se fait sans grands changements.

Au Redonien, les Astartidae se répartissent en trois genres (*Astarte, Digitaria, Goodallia*) comprenant au total quatorze espèces. Pour des raisons stratigraphiques (durée de vie d'une espèce au cours du Néogène et son éventuel prolongement jusqu'à nos jours) et géographique (paléogéographie compliquée du golfe ligérien et des régions qui lui sont annexées), il est souvent nécessaire de subdiviser ces espèces en sous-espèces et même en races qui constituent parfois de très abondantes populations dépassant le millier d'individus. Comme le permet le code de nomenclature qui laisse la question ouverte, je n'accorde pas de valeur systématique aux subdivisions infrasubspécifiques (race, forma, variant) que j'ai introduites dans ce travail. Néanmoins elles m'ont été indispensables dans l'étude détaillée des Astartidae du Redonien, car les conditions paléogéographiques très particulières qui ont régné à cette époque conduisent à d'importantes variations morphologiques.

Ces variations, ajoutées à des convergences entre espèces voisines, rendent difficile leur délimitation. De plus, on observe une gradation morphologique des espèces sans coupure très nette au niveau supraspécifique. Il s'ensuit que les auteurs ne s'accordent pas pour adopter les mêmes subdivisions génériques et sous-génériques dans le classement des Astartidae. La discussion ci-après porte uniquement sur les genres et sous-genres rencontrés au Redonien.

Divers auteurs anciens (Wood, 1853) et modernes (Glibert, 1945 et 1957 ; Heering, 1950 a ; Hinsch, 1952) ont donné un sens plus large au genre *Astarte* que la majorité des auteurs modernes (Chavan *in* Moore, 1969 ; Glibert et Van de Poel, 1970 ; Janssen et Van der Slik, 1974 a) en lui attribuant des espèces considérées aujourd'hui comme appartenant soit au genre *Digitaria* (*D. digitaria* L.), soit au genre *Goodallia* (*G. parvula* (Wood) et *G. triangularis* (Mtg.)). Le cas extrême réunit les trois genres en un seul. La création des sous-genres *Isocrassina* (1949) et *Digitariopsis* (1952) par Chavan et *Laevastarte* (1952) par Hinsch, s'ajoutant à des sous-genres non redoniens, conduit à une pulvérisation du genre *Astarte* qui renfermait un grand nombre d'espèces très différentes. Les caractères des sous-genres *Astarte, Digitariopsis* et *Isocrassina* sont donnés avec précision par Chavan dans le traité de Moore (1969). Cet auteur ne retient pas le sous-genre *Laevastarte* proposé par Hinsch, mais l'inclut dans le sous-genre *Isocrassina*. En ce qui concerne les autres genres rencontrés dans le Redonien, tous

Source : MNHN, Paris

TABLEAU I

	genre Astarte		genre Digitaria	genre Goodallia
	sous-genre Astarte s.s.	sous-genre Digitariopsis		
Forme	subtrienguleire à subquadrangulaire	subtrapézoïdale à subarrondie	ovaleire	trienguleire
Ornementation	concentrique	oblique	très oblique	concentrique
Lunule	bien distincte	distincte	absente	existante mais mal délimitée
Ecusson	bien distinct	parfois très réduit	absent	existant mais mal délimité
Charnière	± forte	variable	réduite	simplifiée

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES GENRES ET SOUS-GENRES D'ASTARTIDAE REDONIENNES.

les auteurs reconnaissent aujourd'hui (Glibert et Van de Poel, 1970 ; Janssen et Van der Slik, 1974 a) la validité des genres *Digitaria et Goodallia*.

Je pense qu'une étape importante dans le classement des Astartidae a été apportée par Chavan (1952) lorsque cet auteur a créé pour le Néogène européen le sous-genre *Digitariopsis*. Ce sous-genre (comprenant des espèces à charnière peu développée et ornementation atténuée oblique) établit un lien entre le sous-genre *Astarte* (comprenant des espèces à charnière bien développée et ornementation accusée concentrique) et le genre *Digitaria* (comprenant des espèces à charnière réduite et ornementation atténuée très oblique).

Je ne retiens pas le sous-genre *Isocrassina* au Redonien, qui me paraît représenter une variation du sous-genre *Astarte* : en 1957, Glibert a placé *A. omalii* Jonkaire dans le sous-genre *Isocrassina*, comme l'ont fait ensuite Janssen et Van der Slik (1974 a) pour cette espèce et pour *A. fusca* (Poli). Je n'accorde pas non plus de valeur systématique au sous-genre *Laevastarte* (mis en synonymie avec *Isocrassina* par Chavan *in* Moore, 1969) dont l'aspect partiellement lisse de la coquille dépend de critères morphologiques (forte convexité), liés à des variations individuelles qui peuvent dépendre de conditions biogéographiques.

— Principales caractéristiques du genre *Astarte* :
Espèce-type : *Pectunculus sulcatus* Da Costa, 1778.

Le genre *Astarte* se définit par une forme subtriangulaire à subarrondie, à ornementation variable (soit de cordons concentriques séparés par des intervalles, soit de cordonnets, bandelettes ou bandes plus ou moins obliques séparés par d'étroites rainures). La lunule est toujours présente, l'écusson peut être extrêmement réduit. Le bord palléal est pourvu ou dépourvu de crénelures. La charnière est plus ou moins développée, mais les dents cardinales sont toujours disposées sur un plateau cardinal triangulaire à base élargie et hauteur variable ; les dents latérales sont toujours présentes.

— Principales caractéristiques du sous-genre *Astarte* (sensu stricto) :
Espèce-type : *Pectunculus sulcatus* Da Costa, 1778.

Source : MNHN, Paris

Le sous-genre *Astarte* se définit par une forme subtriangulaire à subquadrangulaire, inéquilatérale, à ornementation comprenant des cordons concentriques bien visibles, séparés par des intervalles de largeur variable. La lunule et l'écusson sont bien distincts. Le bord palléal est pourvu ou dépourvu de crénelures. La charnière est bien développée : plateau cardinal triangulaire à base élargie et hauteur assez grande ; dents cardinales fortes (3b, 2a et 4b), moyennes à faibles (3a et 5b) ; dents latérales visibles (Fig. 1-3, tabl. I).

Astartidae redoniennes attribuées au sous-groupe *Astarte* :

Astarte (Astarte) omalii omalii Jonkaire
Astarte (Astarte) omalii scalaris Deshayes
Astarte (Astarte) solidula Deshayes
Astarte (Astarte) fusca incrassata (Brocchi)
Astarte (Astarte) sulcata redonensis Lauriat-Rage
Astarte (Astarte) waeli Glibert
Astarte (Astarte) galeotti Nyst

— Principales caractéristiques du sous-genre Digitariopsis :
Epèce-type : *Astarte grateloupi* Deshayes, 1843.

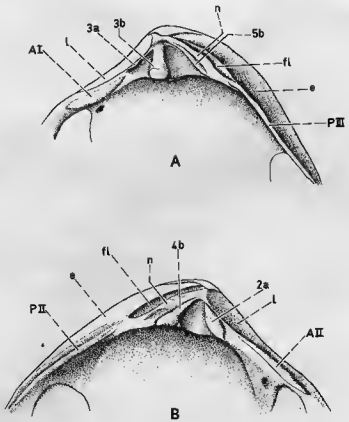


FIG. 1. — La région de la charnière (nomenclature) chez un Astartidé : *Astarte (Astarte) fusca incrassata* (Brocchi).

3a, 3b, 5b, 2a, 4b = dents cardinales ;
AI, PIII, AII, PII = dents latérales ;
n = nymphe ;
fl = fosse ligamentaire ;
l = lunule ;
e = écusson.

Source : MNHN, Paris

Le sous-genre *Digitariopsis* se définit par une taille variable, une forme subtrapézoïdale à subarrondie plus ou moins transverse, à ornementation oblique comprenant des cordonnets, des bandelettes ou de larges bandes, recoupant le bord palléal, séparés par d'étroites rainures. La lunule est toujours distincte, l'écusson parfois très réduit. Le bord palléal est pourvu ou dépourvu de crénelures. La charnière se rapproche, selon les espèces ou sous-espèces, soit du sous-genre *Astarte*, soit du genre *Digitaria*. Dans le premier cas, le plateau cardinal est triangulaire à base élargie et faible hauteur (pointe du crochet venant au voisinage de la dent 3b de la valve droite), comportant des dents cardinales fortes ou moyennes (3b, 2a et 4b), faibles (3a et 5b) et des dents latérales visibles ; dans le deuxième cas, il revêt une forme arquée (Fig. 2 et 3, tabl.I).

Astartidae redoniennes attribuées au sous-genre *Digitariopsis* :

Astarte (Digitariopsis) obliquata obliquata Sowerby
Astarte (Digitariopsis) obliquata striatula Deshayes
Astarte (Digitariopsis) excurrens excurrens Wood
Astarte (Digitariopsis) excurrens lardeuxi Lauriat-Rage
Astarte (Digitariopsis) grueti Lauriat-Rage
Astarte (Digitariopsis) forbesi Wood

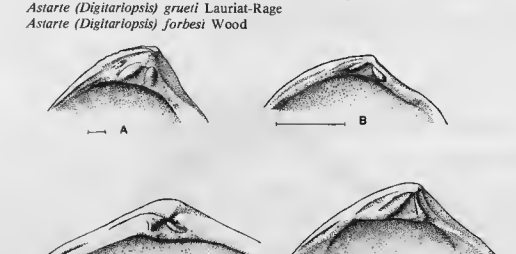


FIG. 2. — Morphologie de la charnière chez les Astartidae redoniennes ; valves gauches.
A = sous-genre *Astarte* : *A. (A.) omalii scalaris* (le Pigeon-Blanc).
B = sous-genre *Digitariopsis* : *A. (D.) excurrens lardeuxi* (Saint-Clément).
C = genre *Digitaria* : *D. digitaria* (la Gauvinière).
D = genre *Goodallia* : *G. parvula* (la Gauvinière).
Chaque trait = 2 mm.

— Principales caractéristiques du genre *Digitaria* :
Espèce-type : *Tellina digitaria* Linné, 1758.

Le genre *Digitaria* se définit par une petite taille, une forme ovale, à ornementation très oblique, comprenant des bandelettes ou lancéoles recoupant le bord palléal, et séparées par d'étroites rainures. La lunule et l'écusson sont absents. Le bord palléal est dépourvu de crénelures. La charnière est réduite à une ligne arquée (pointe du crochet venant au contact de la dent 3b) portant trois dents cardinales (3a, 2a et 4b) et des dents latérales (Fig. 2 et 3, tabl. I).

Astartidae redoniennes faisant partie du genre *Digitaria* :

Digitaria burdigalensis Deshayes
Digitaria digitaria (Linné)

Source : MNHN, Paris

Remarque. — Il ressort de cette analyse que les Astartidae précitées se situent entre deux pôles morphologiques, l'un représenté par le sous-genre *Astarte*, l'autre par le genre *Digitaria*. Entre les deux se place le sous-genre *Digitariopsis* (Fig. 2 B). Si les espèces assurent une continuité certaine d'un pôle à l'autre, toutefois le passage du sous-genre *Digitariopsis* au genre *Digitaria* est principalement marqué par d'importantes modifications de la région umbonale, qui en revanche restent mineures au niveau du passage du sous-genre *Astarte* au sous-genre *Digitariopsis*.

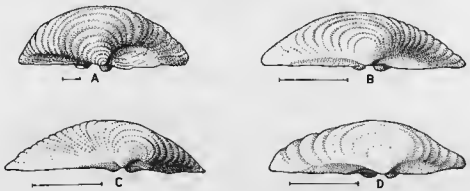


FIG. 3. — La lunule et l'écusson chez les Astartidae redoniennes ; valves gauches.
A = sous-genre *Astarte* : *A. (A.) omalii scalaris* (le Pigeon-Blanc).
B = sous-genre *Digitariopsis* : *A. (D.) excurrens lardeuxi* (Saint-Clément).
C = genre *Digitaria* : *D. digitaria* (la Gauvinière).
D = genre *Goodallia* : *G. parvula* (la Gauvinière).
Chaque trait = 2 mm.

— Principales caractéristiques du genre *Goodallia* :
Espèce-type : *Mactra triangularis* Montagu, 1803.

Le genre *Goodallia* ne s'intègre pas à cette série de variations graduelles et se place à part. Il se rapproche de *Digitaria* par ses coquilles de petite taille, à charnière réduite et dent 3b souvent divisée en deux par un sillon, mais il possède comme *Digitariopsis* une petite lunule et un écusson (plus ou moins distincts) (Fig. 2 et 3, tabl. 1).

Astartidae redoniennes attribuées au genre *Goodallia* :

Goodallia parvula Wood
Goodallia triangularis (Montagu)

Source : MNHN, Paris

Genre *Astarte* Sowerby, 1816
Espèce-type : *Pectunculus sulcatus* Da Costa, 1778 ;
espèce actuelle (Europe occidentale).

Sous-genre *Astarte* Sowerby, 1816
Espèce-type : *Pectunculus sulcatus* Da Costa, 1778

Astarte (Astarte) omalii la Jonkaire, 1823

A. — HISTORIQUE

1. — Exposé du problème.

Le polymorphisme d'*Astarte omalii* la Jonkaire, particulièrement marqué au Redonien (Pl. I, fig. 1-4), est déjà notable dans la province nordique (Pl. II, fig. 3 et 4, 6-9) dont cette espèce est originaire. Plusieurs interprétations ont été données conduisant à la création de nombreux taxons. C'est pourquoi il m'a semblé nécessaire de revoir l'historique de cette vaste espèce.

a) Le problème des rapports *A. omalii* — *A. bipartita* (Pl. II).

Je ne reprendrai pas les descriptions des termes extrêmes d'*A. omalii* la Jonkaire — soit à crochet recourbé = *A. omalii s.s.* Jonkaire (Pl. II, fig. 3 ; Fig. 4 A et B ; Fig. 5 Aa), morphotype surtout répandu en Belgique, soit à crochet aplati = *A. bipartita* Sowerby 1826 (Pl. II, fig. 4, 6 et 7 ; Fig. 4 C et D ; Fig. 5 Ac), morphotype surtout répandu en Angleterre —, puisqu'elles ont été faites en détail ; en effet, à la suite de la très courte diagnose d'*A. omalli* donnée par la Jonkaire (1823) et complétée par Deshayes (1830), je me réfère principalement à celle de Glibert (1945). Je renvoie également aux figures de la Jonkaire (1823), Nyst (1881) et Glibert (1945). Cette espèce est connue en Belgique depuis le niveau d'Edeghem jusqu'au niveau d'Austruweel et, pour l'ensemble du domaine nordique, si l'on considère sa plus grande extension stratigraphique et géographique, depuis la base du Miocène moyen jusqu'à la fin de l'Icénien.

En ce qui concerne les espèces anglaises créées par Sowerby en 1829, *A. bipartita* (crochet aplati et forme bipartite subtriangulaire) et *A. oblonga* (crochet aplati et forme allongée), elles correspondent simplement à des morphotypes très voisins. A leur sujet, outre les premières descriptions et figures de Sowerby, s'ajoute le point de vue de Deshayes (1830) qui complète ces diagnoses et fait d'*A. oblonga* une variété d'*A. bipartita* ; Deshayes donne également pour l'Angleterre une description de l'espèce *A. omalii* qu'il ne met pas en synonymie avec les deux formes du t rag précitées.

C'est Nyst (1845) qui, le premier, réunit l'espèce de Sowerby (*A. bipartita*) à celle de la Jonkaire (*A. omalii*). Possédait-il des formes de passage comme l'indiquerait dans son ouvrage (1878-81) la figure 4 de la planche 21 que Glibert (1957) rapporte à *A. omalii* Jonk. var. *undulata* Wood 1853 ? Wood (1853) insiste sur la variabilité de l'espèce *A. omalii* (incl. *A. bipartita*), dont nous retiendrons surtout deux caractères essentiels : la convexité et l'ornementation. Il oppose des formes renflées à ornementation limitée à la région umbonale à des formes aplaties et constulées, et figure quatre variétés : *undulata, bipartita, acuminata, ellipiica*. Pour Janssen et Van der Slik (1974 a et b), *A. bipartita* fait partie de l'espèce *A. omalii omalii* et est considérée comme « forma au même titre que *A. latecostata* Spaink 1972.

b) Le problème des rapports *A. omalii* — *A. basteroti* (Pl. II).

En même temps qu'il donne la description d'*A. omalii*, Glibert (1945) précise celle d'*A. basteroti* la Jonkaire 1823, espèce voisine de la précédente (Pl. II, fig. 1). *A. basteroti* est rare dans l'Anversien

Source : MNHN, Paris

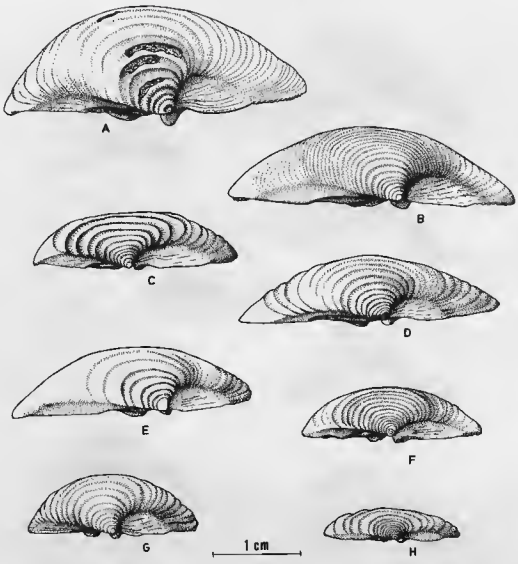


FIG. 4. — Convexité des valves, orientation de la pointe du crochet et dispositon des cordons chez *Astarte omalii* ; valves gauches.

Astarte omalii omalii : A = Sutton ; B = Anvers ; C = Sutton ; D = Anvers ; E = Gourbesville.
Astarte omalii scalaris : F = race de Palluau (Puits Total) ; G = race nantaise (le Pigeon-Blanc) ; H = race angevine (Thorigné).

et connue surtout du Scaldisien jusqu'au niveau d'Austruweel. Pour l'ensemble du domaine nordique, la répartition stratigraphique de cette espèce pourrait s'étendre du Miocène moyen à la fin du Merxémien. Nyst (1845) et Wood (1853), de même qu'ils ont réuni d'une part *A. omalii* Jonk. et *A. bipartita* Sow., ont regroupé d'autre part, pour des raisons similaires, *A. basteroti* Jonk. du Néogène de Belgique et *A. nitida* Sow. 1829 du Néogène d'Angleterre. Les ressemblances constatées entre ces quatre formes ont conduit Lorié, à une date déjà ancienne (1886), à élargir le sens de l'espèce *A. omalii* en groupant *A. omalii, A. basteroti, A. bipartita* et *A. nitida* (ainsi qu'*A. oblonga*) en une unique espèce (*A. omalii*) comme le montrent les figures qu'il en donne (Pl. V, fig. 5-10). Puis, pendant longtemps *A. omalii et A. basteroti* furent considérées comme des espèces très voisines, mais distinctes. Citons Newton (1916), Neaverson (1928), Ten Broek (1949), etc. Cependant l'on note une tendance à la réunion des deux espèces chez Heering (1950 a) et Glibert (1957). En effet, ces auteurs insistent sur les

Source : MNHN, Paris

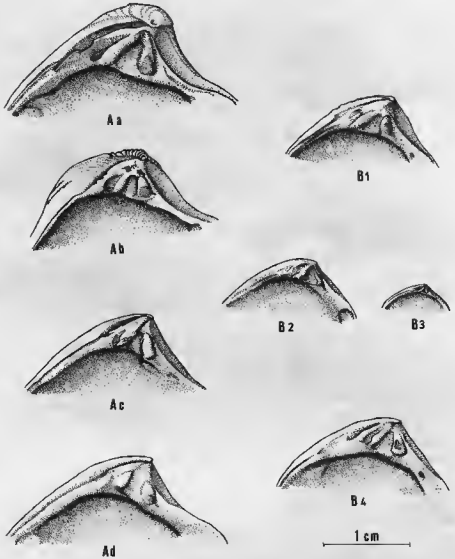


FIG. 5. — Variations morphologiques du crochet et de la charnière chez *Astarte omalii* ; valves gauches.

A = *A. omalii omalii* : a = crochet recourbé (Belgique) ; b = crochet intermédiaire (Angleterre) ; c = crochet aplati (Angleterre) ; d = crochet aplati (Gourbesville).

B = *A. omalii scalaris* : crochet aplati : 1 = race nantaise (le Pigeon-Blanc) ; 2 = race angevine, individu de taille normale (Thorigné) ; 3 = race angevine, individu nain (les Pierres-Blanches) ; 4 = race de Palluau (Palluau).

variations intraspécifiques et les nombreux termes de passage morphologique qui unissent *A. omalii* et *A. basteroti*, tout en montrant leurs caractères différentiels (*A. basteroti* plus grande qu'*A. omalii* et à crochet plus émoussé). Cette opinion est confirmée aujourd'hui par Glibert et Van de Poel (1970) qui retiennent une seule espèce *A. omalii*, avec deux types de populations (sorte *omalii* et sorte *basteroti*), présentant de nombreux termes de passage de l'une à l'autre. Pour Symons et Ringele (1976), il s'agit aussi d'une seule espèce, *A. omalii*, représentée par deux sous-espèces à signification stratigraphique, *A. omalii omalii* et *A. omalii basteroti*, se succédant au cours du Pliocène en Belgique.

Malgré cette tendance récente au regroupement des espèces, Hinsch d'abord, puis d'autres auteurs maintiennent la dualité *A. omalii* — *A. basteroti*. Hinsch (1952) considère qu'*A. basteroti* forme bien une espèce distincte et la rapproche d'*A. fusca* (Poli 1795).

Source : MNHN, Paris

c) LE PROBLÈME DES RAPPORTS *A. omalii* — *A. fusca* (Pl. II).

Hinsch (1952) apporte des changements importants à la systématique des Astartidae en plaçant en synonymie *A. fusca* (Poli) et des formes nordiques telles qu'*A. nitida* Sow. et *A. magdalenae* Gripp 1940. Provenant du Miocène supérieur allemand (couches de Glimmerton), *A. magdalenae* serait, selon Gripp, l'ancêtre miocène d'*A. basteroti*, de même qu'*A. anus* Philippi 1846, autre espèce d'Allemagne du Nord, pourrait être l'ancêtre miocène d'*A. omalii*.

Au sous-genre *Ashtarotha* Dall 1903, réunissant des formes de grande taille (*A. omalii, A. bipartita*, ainsi qu'une espèce voisine *A. mutabilis* Wood 1853), à costulation grossière dans la région du crochet souvent aplatie, Hinsch oppose un sous-genre nouveau, *Laevastarte*, constitué par des espèces régulièrement convexes (*A. fusca, A. basteroti*), à région umbonale assez finement costulée, le reste de la surface étant lisse. Rasmussen (1956, p. 125) considère le problème d'une façon très voisine, puisqu'il cite pour le Miocène supérieur allemand *A. (Ashtarotha) omalii* Jonk. d'une part et, d'autre part, *A. (Laevastarte) fusca* forma *magdalenae* Gripp.

Dans un tableau phylogénique sur les Astartidae, Hinsch (1961, tabl. 1) sépare définitivement *A. omalii* de *A. basteroti* : de même qu'il attribue à *A. bipartita, A. omalii* et *A. mutabilis* un hypothétique ancêtre miocène commun, dérivant lui-même d'*A. pseudomalii* Bosquet 1853 de l'Oligocène moyen, de même il fait d'*A. henckeliusiana* Nyst 1836, espèce également oligocène, l'ancêtre éloigné d'*A. fusca* et d'*A. basteroti*. Récemment, Janssen et Van der Slik (1974 a) adoptent une position voisine en séparant également *A. basteroti d'A. omalii* et en faisant d'*A. basteroti* une sous-espèce d'*A. fusca*. Ces mêmes auteurs, dans un tableau (1974 b, p. 5) résument la phylogénie des espèces du groupe d'*A. omalii* et de celles du groupe d'*A. fusca* au cours du Néogène, proposent, d'une part un rameau méditerranéen *A. incrassata-A. fusca* et, d'autre part, deux rameaux nordiques parallèles *A. peelensis* Spaink 1968-*A. omalii* et *A. incrassata-A. basteroti*.

2. — DISCUSSION.

a) RAPPORTS *A. omalii* — *A. bipartita*.

J'estime qu'*A. omalii* Jonk. et *A. bipartita* Sow. peuvent être réunies en une seule espèce sous le nom d'*A. omalii* Jonk. L'examen des spécimens provenant du Pliocène anglais montre que dans un même gisement (exemple : Coralline Crag de Sutton, Angleterre) coexistent des formes peu convexes, à crochet aplati (*A. bipartita*), toujours nombreuses, et quelques formes très convexes, à crochet recourbé (*A. omalii* typique) ; inversement, les spécimens d'*A. omalii* du Pliocène d'Anvers possèdent presque tous un crochet très recourbé (forme typique) alors que des valves aplaties de type *A. bipartita* sont de rares exceptions. Aussi bien en Angleterre qu'en Belgique, il faut souligner que l'on rencontre tous les termes de passage entre les formes renflées et les formes plates, et cela dans un même gisement : c'est ce qui m'a conduit à retenir une seule espèce. Néanmoins, puisque les proportions sont inverses dans les deux cas, on peut parler d'une tendance à la séparation géographique des deux morphotypes.

b) RAPPORTS *A. omalii* — *A. basteroti*.

A. basteroti Jonk. est, à mon avis, très voisine d'*A. omalii* Jonk. (même sous-genre : *Astarte s.s.*). En effet, mis à part les spécimens typiques qui sont nombreux, il est souvent difficile de dire à laquelle des deux espèces l'on a affaire. Cependant, nous retiendrons qu'*A. omalii* est en principe plus petite et plus polymorphe qu'*A. basteroti*. Grande convexité, crochet renflé et fortement prosogyre, ornementation souvent grossière allant parfois jusqu'au bord ventral sont les principaux caractères définissant *A. omalii* (morphotype belge). En revanche, *A. basteroti* est plus aplatie, son crochet moins proéminent et moins prosogyre, son ornementation régulière s'estompe assez rapidement (morphotype belge).

Source : MNHN, Paris

De même que j'ai réuni *A. omalii et A. bipartita*, je mets en synonymie *A. basteroti* et *A. nitida*. Les convergences entre ces quatre termes étant parfois très prononcées, on peut envisager deux possibilités : soit deux espèces différentes *A. omalii et A. bastroti* (pour la Belgique) subissant des variations géographiques parallèles *A. bipartita* et *A. nitida* (pour l'Angleterre), soit une seule espèce très polymorphe *A. omalii s.l.*, connue en Belgique sous la forme *A. omalii-A. basteroti* et en Angleterre sous la forme *A. bipartita-A. nitida*. Il est difficile de donner une réponse lorsque les formes sont vraiment voisines comme c'est le cas pour *A. omalii* et *A. basteroti*, d'autant plus que ces deux espèces originaires du domaine nordique devraient suivre les mêmes voies — donc subir les mêmes influences — pour atteindre le Cotentin et le golfe ligérien : de la Mer du Nord vers la Manche et l'Atlantique par le nord des îles Britanniques, si l'on admet la fermeture du Pas-de-Calais (Lauriat *in* Bassompierre *et al.*, 1972, p. 38 ; Lauriat, 1974, p. 178, fig. 1).

Une appartenance lointaine d'*A. basteroti* au groupe d'*A. fusca* (Poli) témoignerait en faveur d'une origine commune aux trois espèces qui nous intéressent ici, c'est-à-dire *A. omalii, A. basteroti, A. fusca*. Je m'efforcerai de dégager les différences parfois infimes qui séparent ces espèces chaque fois que cela sera possible.

c) Rapports *A. omalii — A. fusca*.

Si *A. omalii* a toujours été considérée comme propre au domaine nordique, en revanche *A. fusca*, qui fut pendant longtemps donnée comme caractéristique du domaine méditerranéen, a été plus récemment citée par Hinsch (1952 et 1961) et Jansen et Van der Slik (1974 a et b) dans le domaine nordique (voir chapitre : *A. fusca*, p. 55). En effet, selon la conception classique, le berceau d'*A. omalii s.l.* serait géographiquement disjoint de celui d'*A. fusca s.l.*, mais des représentants de ces espèces auraient migré bien au-delà de leur domaine respectif, c'est-à-dire le domaine nordique et le domaine méditerranéen. Tout en admettant la fermeture du Pas-de-Calais de l'Éocène supérieur jusqu'au Pléistocène, ces espèces ont pu trouver une voie de migration, l'une (*A. omalii*) par le nord des îles Britanniques et l'autre (*A. fusca*) dans la région de l'actuel détroit de Gibraltar, pour se rejoindre en Atlantique, dans le bassin de la Loire. On pourrait également envisager une autre voie de migration pour *A. fusca* s'il avait existé une communication vers l'est entre le sillon péri-alpin et la mer germanique. La mer redonienne constituait alors un carrefour géographique où *A. omalii* et *A. fusca* (repésentées ici par les sous-espèces *A. omalii scalaris* Deshayes 1830 et *A. fusca incrassata* (Brocchi 1814) se sont rencontrées et ont manifesté un antagonisme certain (voir p. 56). Le groupe d'*A. fusca* présente des convergences avec le groupe d'*A. omalii*, convergences qui sont probablement la conséquence de la présence simultanée de ces deux groupes dans le golfe ligérien. De même, il faut remarquer que dans le domaine nordique Hinsch appelle *A. fusca* des formes très voisines d'*A. omalii*.

En conclusion, malgré les importantes convergences entre *A. omalii, A. basteroti* et *A. fusca*, qui rendent la distinction de ces formes très difficile, je pense qu'il s'agit d'espèces différentes. Je considère qu'*A. omalii* présente surtout d'étroites affinités avec *A. basteroti* (nombreux termes de passage morphologique), comme l'ont signalé Glibert et Van de Poel (1970).

3. — Conclusions.

Des divergences aussi importantes concernant à la fois la position systématique de ces Astartidae (au niveau du genre, du sous-genre et même de l'espèce) et l'origine d'*A. fusca* peuvent s'expliquer, non seulement par la grande variabilité des formes et l'absence de caractères spécifiques tranchés, mais aussi par la présence dans toute l'Europe occidentale de foyers plus ou moins disséminés, riches en Astartidae mio-pliocènes et ayant une rapidité évolutive différente. Ajoutons en outre que des comparaisons de ces espèces avec *A. sulcata* Da Costa 1778, du Néogène d'Europe, sont également possibles, comme le souligne Heering (1950 a). L'auteur indique des ressemblances non seulement entre des jeunes d'*A. omalii* et d'*A. basteroti*, mais aussi entre les jeunes de ces deux espèces et ceux d'*A. sulcata*. Parallèlement, Glibert (1957) voit un rapprochement éventuel entre *A. omalii* Jonk. var. *undulata*

Source : MNHN, Paris

Wood et des formes récentes d'*A. sulcata* qui, à la limite de leurs variations, diffèrent, me semble-t-il, assez peu d'*A. fusca* actuelle. De la grande variabilité de l'espèce *A. omalii*, nous retiendrons que « les crochets plus émoussés et plus courbés et l'ornementation plus faible et plus serrée » (Glibert, 1957) de certains de ces spécimens permettent de les rapprocher d'*A. fusca* ; il apparaît donc qu'un aspect morphologique d'*A. omalii* (crochet recourbé) montre des convergences avec *A. fusca*. En revanche, les spécimens d'*A. omalii*, à crochet aplati, ne présentent jamais autant de ressemblance avec le groupe d'*A. fusca*, lui-même variable.

L'étude de détail développée ci-après montre que tous les spécimens d'*A. omalii* des gisements redoniens (sauf quelques exceptions d'un grand intérêt) appartiennent à la variation extrême à crochet aplati, c'est-à-dire comparable à des morphotypes anglais. Il ne devrait donc pas y avoir de difficulté majeure à séparer le groupe d'*A. omalii* du groupe d'*A. fusca* au Redonien. En réalité, les déterminations ne sont jamais aisées, car les caractères spécifiques de ces *Astarte* sont atténués par leur petite taille et des convergences quasi totales parfois entre plusieurs espèces. Il n'en reste pas moins vrai que les caractères cités plus haut sont d'une importance capitale, car ils vont servir de fil directeur pour séparer, chez les *Astarte* si polymorphes du Redonien, la tendance nordique *omalii* de la tendance méditerranéenne *fusca*.

B. — ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

A. omalii Jonk., si variable par sa taille, sa forme et son ornementation, présente malgré tout une certaine homogénéité au Redonien suivant les gisements ou plutôt les groupes de gisements. J'étudierai donc cette espèce par région et par localité, et essaierai de dégager, à partir des différences établies, les caractères imputables aux variations géographiques, aux faciès, aux conditions de milieu et aussi aux variations éventuelles de l'âge des gisements.

Comme je l'ai dit précédemment, je me réfère à la description détaillée de Glibert (1945). Contrairement à la figuration du type, qui représente une variation extrême à crochet nettement recourbé vers l'intérieur des valves (Pl. II, fig. 3 et 9), la quasi-totalité des populations d'*A. omalii* de cette étude, sauf de rares exceptions en Basse-Loire (Pl. VIII, fig. 6 et 7), se rattachent à la variation extrême à crochet aplati, non recourbé vers l'intérieur des valves (Pl. II, fig. 4 et 7), forme que l'on rencontre couramment dans le Crag anglais (Wood, 1853-74, pl. XVII, fig. 1, a-f) et plus rarement en Belgique (Glibert, 1957, pl. II, fig. 2d). La comparaison des spécimens d'*A. omalii* du Redonien avec ceux du domaine nordique m'a paru nécessaire pour une meilleure compréhension du problème, car à partir des deux morphotypes extrêmes d'*A. omalii* (*A. bipartita* et type d'*A. omalii*) toutes les variations sont possibles. En résumé, les modifications dans la forme sont liées au recourbement plus ou moins grand du crochet, non seulement vers l'avant mais aussi vers l'intérieur des valves ; tous les autres caractères en dépendent : variation dans le contour de la coquille, aspect de la région umbonale, épaisseur de la charnière, excavation de la lunule, forme des cordons, largeur des sillons, importance de la surface costulée.

Si le recourbement du crochet vers l'intérieur des valves, entraînant parallèlement le resserrement des cordons concentriques, est un fait exceptionnel chez *A. omalii* au Redonien, en revanche c'est un caractère fréquent chez les spécimens du groupe d'*A. fusca*. Ce sera un important critère de différenciation quand, en Anjou, *A. omalii scalaris* Desh. et *A. fusca incrassata* Brocc. se présenteront sous un aspect très voisin (forme en « nucule »), vraisemblablement en rapport avec des conditions de milieu particulières (Pl. V, fig. 6 et 7 ; Pl. X, fig. 15 et 16) ; dans la région de Nantes, là où les convergences sont plus grandes encore, malgré la rareté des spécimens se rapportant au groupe d'*A. fusca*, ce critère reste parfois le seul qui permette de séparer le groupe d'*A. omalii* du groupe d'*A. fusca*.

L'étude détaillée d'*A. omalii* Jonk. au Redonien va me conduire à retenir deux coupures principales (Lauriat, 1974, p. 178, fig. 1) avec, d'une part *A. omalii omalii* Jonk., sous-espèce nordique de grande taille (Pl. I, fig. 1), présente dans les gisements du Cotentin et, d'autre part *A. omalii scalaris* Desh., sous-espèce atlantique (Pl. I, fig. 2-4) qui comporte en outre des populations naines (Pl. IX, fig. 4-13). Il existe des différences trop importantes entre les formes de l'intérieur du golfe redonien

Source : MNHN, Paris

FIG. 6. — Carte des gisements à *A. omalii scalaris*.

Gisements :

— race angevine
1 : St-Michel
2 : Noëllet
3 : Contigné
4 : Thorigné
5 : Soeaux
6 : S-Clément
7 : le Grand-Moulin
8 : le Chauvereau
9 : les Pierres-Blanches
10 : Ste-Anne
11 : la Groussinière

— race nantaise
12 : Forêt du Gâvre
13 : la Dixmerie
14 : la Bodière
15 : la Bégassière
16 : les Cléons
17 : le Pigeon-Blanc
18 : Pierre-Aiguë
19 : la Gautrie
20 : la Gauvinière
21 : le Girondor

— race de Palluau
22 : Falleron
23 : le Pas
24 : Palluau
25 : la Morelière

(Anjou) et celles des gisements situés plus près de l'Océan (région de Nantes et Vendée) pour ne considérer qu'une seule catégorie à l'intérieur de la sous-espèce. J'en retiendrai trois (Pl. I, fig. 2-4 ; Fig. 6 ; tabl. II). La première comprend *A. omalii scalaris* Desh., forme typique de l'Anjou (Pl. V et VI). La seconde groupe, dans une race nantaise (Pl. VII et VIII) extrêmement abondante au Pigeon-Blanc, des spécimens provenant aussi des environs de Montaigu et de St-Aignan-Grand-Lieu (Vendée). Enfin, une

Source : MNHN, Paris

race vendéenne, de Palluau (Pl. IX, fig. 1-3), bien que voisine de la précédente, présente quelques particularités.

L'étude biométrique (Fig. 7) des diverses populations d'*A. omalii scalaris* Desh. confirme le découpage de cette sous-espèce atlantique en trois races. Ajoutons qu'il est intéressant de rencontrer aussi bien chez la race angevine que chez la race nantaise, toutes deux abondamment représentées, des formes de passage à *A. omalii omalii* Jonk. (Pl. VI, fig. 12 ; Pl. VIII, fig. 6 et 7), compte tenu de la différence de taille des deux sous-espèces. C'est une des raisons pour lesquelles j'ai inclu *A. scalaris* Deshayes dans le groupe d'*A. omalii* Jonkaire (Lauriat, 1974).

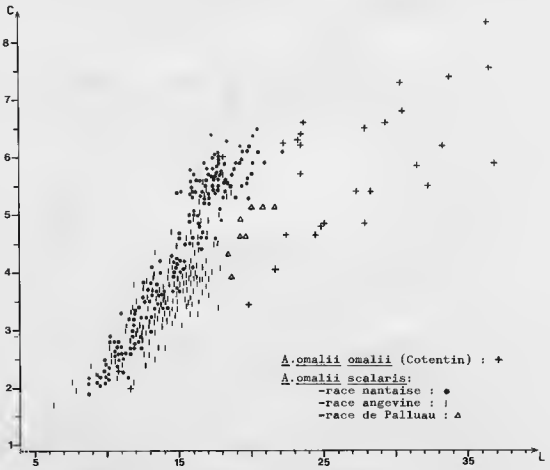


FIG. 7. — Variations de la convexité en fonction de la longueur chez *Astarte omalii omalii* et les diverses races d'*Astarte omalii scalaris*.

C = convexité, L = longueur (en mm).

Astarte (Astarte) omalii omalii la Jonkaire, 1823

Pl. I, fig. 1 ; Pl. II, fig. 3-9 ; Pl. III ; Pl. IV.

Synonymie :

N'ont été retenues que les citations pouvant se rapporter au Pliocène.

1823 — *Astarte omalii* La Jonkaire, p. 129, pl. VI, fig. 1 a-c.
1823 — *Astarte rugata* La Jonkaire, p. 130, pl. VI, fig. 5 a-c.
1829 — *Astarte bipartita* Sowerby, p. 38, pl. DXXI, fig. 3.

Source : MNHN, Paris

1829 — *Astarte oblonga* Sowerby, p. 38, pl. DXXI, fig. 4.
1830 — Astarté d'Omalius. *Astarte Omalii* La Jonk. : Deshayes, p. 77, n° 2.
1830 — Astarté bipartite. *Astarte bipartita* Sow. : Deshayes, p. 77, n° 4.
1835 — *Astarte omalii* Lajonkaire : Nyst, p. 7, n° 24.
1835 — *Crassina omalii* (Lajonkaire) : Deshayes *in* Lamarck, p. 258, n° 5.
1835 — *Crassina bipartita* (Sowerby) : Deshayes *in* Lamarck, p. 259, n° 7.
1840 — *Astarte bipartita* Sowerby : Wood, p. 249.
1843 — *Astarte Omalii* La Jonk. : Nyst, p. 152, n° 105, pl. IX, fig. 2a-c.
1853 — *Astarte Omalii* Delajonkaire : Wood, p. 180, pl. XVII, fig. 1a-f.
1875 — *Astarte nitida* ? Sowerby : Vieillard et Dollfus, p. 154.
1878-81 — *Astarte omaliusi* Lajonkaire : Nyst, p. 193, pl. XXI, fig. 4a-d.
1886 — *Astarte omalii* La Jonkaire : Lorié, p. 154, pl. III (v), fig. 5-10 (*pro parte*).
1906 — *Astarte Basteroti* La Jonkaire : Dollfus, p. 364.
1906 — *Astarte sulcata* Da Costa sp. (*Pectunculus*) type et var. *incrassata* Brocchi : Dollfus, p. 364.
1907 — *Astarte Basteroti* de La Jonkaire : Dollfus, p. 309.
1916 — *Astarte omalii* La Jonkaire : Newton, p. 60 et 63, p. 100 et 112, pl. 2, fig. 3.
1928 — *Astarte omalii* Lajonkaire : Neaverson, p. 469 et 472, p. 479, fig. 68.
1937 — *Astarte omalii* De la Jonkaire : van Regteren Altena, p. 66, pl. 9, fig. 136-138.
1945 — *Astarte (Astarte) omalii* Jonkaire : Glibert, p. 111, fig. 10 a-b.
1949 — *Astarte (Isocrassina) omalii* Lajonkaire : Chavan, p. 509.
1949 — *Astarte omalii* De la Jonkaire : Ten Broek, p. 118, pl. VI, fig. 4-5.
1950 a — *Astarte omalii* De la Jonkaire : Heering, p. 66, pl. 3. fig. 12-14 ; pl. 4, fig. 1-10 ; pl. 6, fig. 9, 10, 13, 18.
1952 — *Astarte (Ashtarotha) omalii omalii* Jonkaire : Hinsch, p. 157.
1955 — *Astarte omalii* Konk. (sic) : Glibert et Heinzelin, p. 22.
1957 — *Astarte (Isocrassina) omalii* Jonkaire : Glibert, p. 2, pl. II, fig. 2.
1958 — *Astarte (Isocrassina) omalii* Jonk. : Glibert, p. 5, n° 63.
1961 — *Astarte (Ashtarotha) omalii* Jonkaire : Hinsch, tabl.
1962 — *Astarte omalii* Jonk. : Glibert, p. 49, n°26.
1963 — *Astarte omalii* de la Jonkaire : British Caenozoic Fossils, p. 100, pl. 35, fig. 3.
1968 — *Astarte (Isocrassina) omalii omalii* de la Jonkaire : Spaink, p. 8 et 9.
1970 — *Astarte omalii* Jonkaire : Glibert et Van de Poel, p. 77.
1972 — *Astarte omalii latecostata* nom. nov. : Spaink, p. 25, fig. 1.
1974 — *Astarte omalii omalii* de la Jonkaire : Lauriat, p. 179, fig. 1.
1974 a — *Astarte (Isocrassina) omalii omalii* De la Jonkaire : Janssen et Van der Slik, p. 52, pl. 36, fig. 92 a-c.
1974 a — *Astarte (Isocrassina) omalii omalii forma deformis* Wood 1853 : Janssen et Van der Slik, p. 52, pl. 36, fig. d-e.
1974 a — *Astarte (Isocrassina) omalii omalii forma bipartita* Sowerby 1826 : Janssen et Van der Slik, p. 53, pl. 36, fig. 92 f-g.
1974 a — *Astarte (Isocrassina) omalii omalii forma latecostata* Spaink : Janssen et Van der Slik, p. 53, pl. 36, fig. 92 h-k.
1974 b — *Astarte (Isocrassina) omalii omalii* De la Jonkaire : Janssen et Van der Slik, p. 5, 6 et 8.
1981 — *Astarte (Astarte) omalii omalii* la Jonkaire, 1923 : Lauriat-Rage, p. 75, pl. XII, fig. 1.

Gisements :

A. omalii omalii a été trouvée dans deux gisements redoniens , Gourbesville (Manche) et le Bosq d'Aubigny (St-Martin-d'Aubigny, Manche). Outre les deux gisements précités, cette sous-espèce provient aussi du Pliocène anglais, belge et hollandais (Fig. 8).

Source : MNHN, Paris

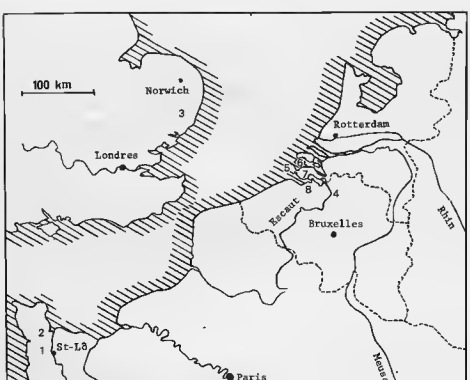


FIG. 8. — Carte des gisements à *Astarte omalii omalii*.

Gisements :

1 : le Bosq d'Aubigny
2 : Gourbesville
3 : Coralline Crag
4 : Anvers
5 : Domburg-Westkapelle
6 : Nord Beveland
7 : Ellewouts Dijk
8 : Ter Neuzen

Diagnose :

La Jonkaire, en décrivant *A. omalii*, a donné une diagnose peu précise qui peut s'appliquer à *A. omalii omalii*.

Diagnose originale. « Coquille épaisse, quelques plis longitudinaux sur le dos, plus fréquents vers le sommet ; bords striés, quelquefois comme tronqués subitement ; lunule très profonde en forme de cœur allongé. Anvers ; partie inférieure du calcaire grossier ». (La Jonkaire 1823, p. 129, pl. VI, fig. 1 a-c).

La première description détaillée n'a été faite qu'en 1945 par Glibert (p. 111) ; ce même auteur a complété cette description en 1957 (p. 2), mais n'a jamais donné de diagnose. Les descriptions ont été faites sur des exemplaires miocènes et pliocènes de Belgique. Les spécimens miocènes décrits par Glibert sont très semblables à ceux du Pliocène, c'est-à-dire pour moi à *A. omalii omalii*. La description de Glibert s'applique très bien à cette sous-espèce. L'attribution du variant du Cotentin (très comparable à *A. bipartita* Söw. d'Angleterre) à cette dernière sous-espèce (voir p. 12 et 15) m'amène à élargir et à rectifier la diagnose originale.

Diagnose émendée. « Coquille plus ou moins convexe, subtriangulaire, à région anale nettement dessinée, à crochet prosogyre courbé ou non recourbé vers l'intérieur des valves, à surface entièrement ou partiellement ornée de cordons concentriques étirés vers l'arrière. Impressions musculaires et ligne palléale bien visibles. Charnière bien développée à dents cardinales et latérales divergentes ».

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE.

Description :

Cette description ne s'applique qu'aux spécimens du Cotentin. Tous les individus du Cotentin se rattachent au morphotype anglais *bipartita* (Fig. 4 et 5), avec néanmoins une plus faible convexité (Fig. 9). Le crochet demeure pointu et prosogyre et l'on n'observe jamais de recourbement de celui-ci vers l'intérieur des valves, pas même chez quelques formes relativement convexes. C'est pourquoi la lunule est moins excavée, moins large et plus longue que chez le morphotype belge, laissant une plus grande place au plateau cardinal dans le sens de la longueur et, par conséquent, plus d'espace entre les dents cardinales, elles-mêmes bien développées. Le plateau cardinal est d'autant moins haut et moins épais que les coquilles sont aplaties. Son bord inférieur est alors régulièrement arqué chez les jeunes et, chez les adultes, souvent un peu sinueux sur la valve droite au niveau de la dent 3b et de la fossette correspondante sur l'autre valve ; on observe un fait analogue en Anjou chez la sous-espèce atlantique *A. omalii scalaris* Desh., principalement dans ses formes tendant morphologiquement vers *A. omalii omalii* Jonk. (voir p. 33)..

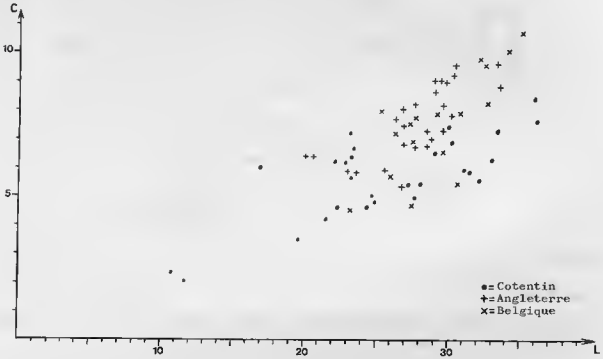


FIG. 9. — Vararíations de la convexité en fonction de la longueur chez *A. omalii omalii*.
C = convexité, L = longueur (en mm).

La tendance à la forme bipartite est assez peu marquée dans l'ensemble. Cependant l'on remarque parfois une différence angulaire de la surface dans la zone du crochet (Pl. III, fig. 5 ; Pl. IV, fig. 8), mais cela ne correspond pas aussi nettement que chez les spécimens du Crag anglais à une zone costulée juxtaposée à une zone lisse (Pl. II, fig. 6 et 8). Dans l'ensemble, les spécimens du Cotentin sont moins convexes que ceux de Belgique et surtout d'Angleterre (Fig 9) ; toutefois quelques individus de taille moyenne montrent une convexité comparable à celle des coquilles belges et anglaises.

A. omalii omalii du Cotentin est, chez les adultes, d'autant plus entièrement costulée que les

Source : MNHN, Paris

valves sont aplaties et peu épaisses (Pl. III, fig. 3-5 ; Pl. IV, fig. 3 et 5), mais cette costulation s'atténue jusqu'à disparaître chez les individus les plus grands (Pl. III, fig. 6 ; Pl. IV, fig. 6 et 8). Comme l'a observé Wood (1853), les jeunes sont peu convexes et ornés de cordons concentriques séparés par des sillons larges et profonds (Pl. III, fig. 1) ; et c'est seulement chez les individus plus âgés que les différences portant sur la forme et l'ornementation apparaissent. C'est pourquoi, pour la détermination de cette sous-espèce polymorphe, il faudra d'abord considérer la région umbonale.

Les spécimens du Cotentin présentent une taille voisine d'*A. omalii omalii* de Belgique et d'Angleterre : longueur moyenne = 27,3 mm pour le Cotentin, 27,8 mm pour l'Angleterre et 30,1 mm pour la Belgique. Cette sous-espèce est toujours beaucoup plus grande (d'au moins 25 %) que l'autre sous-espèce redonienne *A. omalii scalaris* (Fig. 7 et 10).

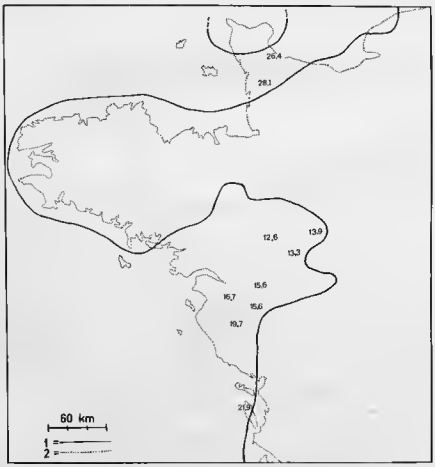


FIG. 10. — La taille chez *Astarte omalii* en fonction de sa position géographique (nains exclus). Les chiffres correspondent à la longueur moyenne (en mm) des valves pour chaque gisement.

1 = limites de la mer redonienne. — 2 = côtes actuelles.

Après avoir donné les caractères généraux d'*A. omalii omalii* Jonk. récoltée dans les gisements du Cotentin, il paraît intéressant de décrire un individu en particulier : j'ai choisi un spécimen complet, c'est-à-dire ayant conservé ses valves en connexion (Pl. I, fig. 1 ; Pl. II, fig. 5). Cette coquille bivalve est assimilable à la figuration que donne Wood (1853, pl. XVII, fig. 1b) pour *A. omalii* Jonk. La longueur de l'écusson est au moins égale à deux fois celle de la lunule (Fig. 11) : ces proportions correspondent aux normes de l'espèce pliocène (Spaink, 1968). La convexité des valves est relativement

Source : MNHN, Paris

forte par rapport à celle des autres spécimens du Cotentin. C'est pourquoi les cordons s'estompent plus rapidement (au tiers de la hauteur environ). On en compte une dizaine, les tout premiers étant en partie effacés par l'épaississement de la pointe du crochet et également par usure. Ces cordons sont assez gros, nettement plus larges à leur base qu'à leur sommet où ils deviennent aigus. Ils vont en s'élargissant et en s'aplanissant jusqu'à disparaître, de même que les sillons larges et profonds qui les séparent. Tout en demeurant concentriques, les cordons sont légèrement obliques vers l'arrière : on pourrait figurer les points les plus éloignés du centre le long d'une ligne partant de la pointe du crochet et rejoignant la région postérieure, délimitant ventralement la zone anale. Cette ligne à peine marquée indique seulement une tendance à la forme carénée, tendance plus visible chez le morphotype belge d'*A. omalii omalii* (Pl. II, fig. 3). Une carène postérieure existe réellement chez certaines *Astarte* du Miocène nordique telles *A. trigonata* Nyst 1881 et *A. reimersi* Semper *in* Ravn 1907, pour lesquelles Hinsch (1952) a créé le sous-genre *Carinastarte*.

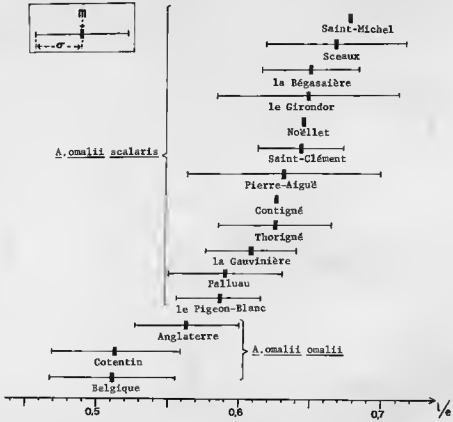


FIG. 11. — Variations du rapport lunule/écusson chez *Astarte omalii*.
l = longueur de la lunule, e = longueur de l'écusson, m = moyenne, σ = écart-type.

Variations : la majorité des valves du Cotentin se rapportent à deux variétés décrites par Wood, *elliptica* principalement et *undulata*, avec des termes de passage morphologique de l'une à l'autre. Je ne donne pas de valeur systématique à ces variétés, mais constate que les spécimens d'*A. omalii omalii* du Cotentin et d'Angleterre présentent des variations phénotypiques semblables. Le variant *undulata* est relativement aplati et, selon sa dénomination, entièrement costulé. Les valves sont presque aussi hautes que longues (Pl. III, fig. 4 et 5 ; Pl. IV, fig. 5). Au contraire, le variant *elliptica*, à faible convexité, de loin le plus abondant, est allongé postérieurement (Pl. III, fig. 3 et 6 ; Pl. IV, fig. 3 et 4, 6 et 7). Bien que très apparentes, ces petites différences morphologiques ne sont pas quantifiables. À partir de ces

Source : MNHN, Paris

données, tous les intermédiaires sont possibles : ainsi, par exemple, l'on peut rapporter au variant *elliptica* un spécimen qui a une longueur et une hauteur presque égales, en même temps qu'un écusson court mais qui est plus allongé à sa partie postérieure avec une double troncature anale nettement marquée (Pl. IV, fig. 8). Rappelons en outre que la convexité varie quelque peu, modifiant l'aspect du crochet (Fig. 5). Par une plus faible taille et une plus forte convexité de la coquille, ainsi que par l'ornementation partielle et la forte excavation de la lunule, quelques spécimens de Gourbesville (Pl. IV, fig. 2) sont très voisins de l'un des variants de la race nantaise d'*A. omalii scalaris* présent à la Gauvinière et à Pierre-Aiguë (Pl. VIII, fig. 13), ce dernier se situant au contraire parmi les plus grands individus d'*A. omalii scalaris* du golfe ligérien.

Affinités :

Les affinités avec *A. basteroti* Jonk. et *A. fusca* (Poli) ont été examinées p. 12 et suivantes.

Astarte (Astarte) omalii scalaris Deshayes, 1830
Pl. I, fig. 2-4 ; Pl. V-IX ; Pl. XVI, fig. 5.

Synonymie :

1830 — Astarté étagée. *Astarte scalaris*. Nob. : Deshayes, p. 78.
1835 — Crassine étagée. *Crassina scalaris*. Desh. : Deshayes *in* Lamarck, p. 259.
1850-52 — *Astarte scalaris* Desh. : Deshayes, p. 147, pl. 22, fig. 6 et 7 (*pro parte*).
1854 — *Rstica*, Millet, p. 169 (*pro parte*).
1864-65 — *A. rustica* Millet : Millet, p. 145, 446, 680, note 6.
1866 — *Astarte rustica*, Millet : Millet, p. 26 (*pro parte*).
1881 — *Astarte* sp. ? : Vasseur, p. 379.
1903 — *Astarte rustica* (Millet) : Couffon, p. 103 (*pro parte*).
1905 — *Astarte scalaris* (Desh.) : Couffon, p. 181 et tabl. (*pro parte*).
1906 — *Astarte* Sp. ? : Degrange-Touzin, p. 20.
1907 — *Astarte scalaris* Desh. : Couffon, p. 161 et 180.
1907 — *Astarte Basteroti* de La Jonkaire : Dollfus, p. 309.
1908 — *Astarte scalaris* Desh. : Couffon, p. 22.
1908 — *Astarte* : Dumas, p. 608 (*pro parte*).
1908 — *Astarte fusca* Poli, var. : Dollfus, p. 346.
1908 — *Astarte Basteroti* de La Jonkaire : Dollfus, p 346.
1909 — *Astarte scalaris* Deshayes : Dollfus et Dautzenberg. p. 279 (cit.).
1909 — *Astarte scalaris* Desh. : Couffon, p. 4 (6).
1915 — *Astarte (Cassina)* (sic) *scalaris* Desh. : Couffon, p. 39 (11).
1920 — *Astarte (Cassina)* (sic) *scalaris* Deshayes : Couffon, p. 9.
mss — 1920-35 — *Crassatella (Crassina) concéntrica* Dujardin var. *eba* de Gregor. : Couffon, pl. IV, fig. 99b (manuscrit pouvant être daté entre 1920 et 1935).
1921 — *Astarte Basteroti* Wood : Ganichaud, p. 416.
1921 b — *Astarte scalaris* Desh. : Kerforne, p. 52.
1970 — *Astarte* cf. *fusca* (Poli) : Lauriat *in* Ters *et al.*, p. 15.
1974 — *A. omalii scalaris* Desh. : Lauriat, p. 179-181, fig. 1.
1976 — *Astarte omalii* Lajonkaire s.l. : Lauriat *in* Margerel *et al.*, p. 93.
1981 — *Astarte (Astarte) omalii scalaris* Deshayes, 1830 : Lauriat-Rage, p. 75, pl. XII, fig. 2-4.

Gisements :

Les gisements renfermant *A. omalii scalaris* Desh. sont regroupés en trois régions correspondant au domaine géographique de trois races étudiées ci-après (Fig. 6).

Source : MNHN, Paris

Race angevine — St-Michel (M.-et-L.) : rares spécimens de taille normale, nombreux spécimens nains ; Noëllet (M.-et-L.) : rares spécimens de taille normale, nombreux spécimens nains ; Contigné (M.-et-L.) : assez peu nombreux spécimens de taille normale ; Thorigné (M.-et-L.) : très nombreux spécimens de taille normale, peu nombreux spécimens nains ; Sceaux (M.-et-L.) : nombreux spécimens de taille normale, assez nombreux spécimens nains ; St-Clément (M.-et-L.) : peu nombreux spécimens de taille normale ; le Grand-Moulin (St-Clément, M.-et-L.) : peu nombreux spécimens de taille normale ; le Chauvereau (St-Clément, M.-et-L.) : rares spécimens de taille normale ; les Pierres-Blanches (Chalonnes, M.-et-L.) : nombreux spécimens nains ; Ste-Anne (Chalonnes, M.-et-L.) : peu nombreux spécimens nains ; la Groussinière (Rétiers, I.-et-V.) : rares spécimens de taille normale.

Race nantaise — Forêt du Gâvre (L.-A.) : moules internes de spécimens de taille normale ; la Dixmerie et environs (St-Julien-de-Concelles, L.-A.) : assez nombreux spécimens de taille normale ; la Bodière (le Louroux-Bottereau, L.-A.) : rares spécimens de taille normale ; la Bégassière (Landreau, L.-A.) : assez peu nombreux spécimens de taille normale ; le Pigeon-Blanc (Landreau, L.-A.) : extrêmement nombreux spécimens de taille normale ; Pierre-Aiguë (St-Aignan-Grand-Lieu, L.-A.) : assez nombreux spécimens de taille normale, rares spécimens nains ; la Gautrie (St-Étienne-de-Corcoué, L.-A.) : assez nombreux spécimens de taille normale ; la Gauvinière (Vieillevigne, L.-A.) : assez nombreux spécimens de taille normale, rares spécimens nains ; le Girondor (Bouffère, Vendée) : assez nombreux spécimens de taille normale.

Race de Palluau — Falleron (Vendée) : rares charnières de spécimens de taille normale ; Puits Total (Palluau, Vendée) : assez nombreux spécimens de taille normale ; Puits Martineau (Palluau, Vendée) : assez nombreuses charnières de spécimens de taille normale ; Château (Palluau, Vendée) : nombreuses charnières de spécimens de taille normale ; la Morelière (St-Denis-d'Oléron, Ch.-M.) : un spécimen et quelques charnières de taille normale.

Diagnose :

D'après les indications de l'auteur, le type a été choisi parmi des spécimens provenant des environs d'Angers. Je suppose qu'il s'agit de gisements redoniens classiques (Thorigné, Sceaux, St-Clément, etc.), la Beurelière (gisement miocène qui a peut-être fourni cette sous-espèce) étant inconnue à cette époque. Deshayes (1830) a donné pour *A. scalaris* la diagnose suivante, qui s'applique donc à *A. omalii scalaris*.

Diagnose originale. « A. testa trigona, depressa, sulcis subregularibus, scalariformibus, ornata ; umbonibus acutissimis, recurvis ; cardine angusto, dente cardinali dextro bifido.
var. a. Texta tenuioribus, numerosioribus ». (Deshayes 1830, P. 78).

Cette diagnose est insuffisante, car elle ne permet pas de distinguer *A. omalii scalaris* dans son ensemble des autres espèces du sous-genre *Astarte*. Je propose donc une diagnose plus complète.

Diagnose émendée. « Coquille de forme subtriangulaire à subelliptique (plus petite qu'*A. omalii omalii* d'au moins 25 %), d'épaisseur variable, de convexité moyenne, partiellement ornée de cordons concentriques, scalariformes et étirés vers l'arrière (race angevine et race de Palluau) ou parfaitement circulaires (race nantaise), plus étroits que les intervalles qui les séparent ; lunule peu excavée (moins excavée que chez *A. omalii omalii*), bord inférieur du plateau cardinal peu ou pas sinueux (moins sinueux que chez *A. omalii omalii*), pointe du crochet orientée dans le plan de séparation des valves, dents assez peu proéminentes ».

Introduction :

La sous-espèce ligérienne *A. omalii scalaris* Desh. diffère de la sous-espèce du Cotentin *A. omalii omalii* Jonk. par sa taille toujours plus petite (Fig. 10), une lunule généralement moins excavée, un rapport lunule/écusson toujours plus grand (Fig. 11), un plateau cardinal à bord inférieur peu ou pas sinueux et par d'importantes variations morphologiques selon les régions (Pl. 1, fig. 2-4 et Lauriat, 1974). Elle est caractéristique des gisements de l'intérieur du golfe redonien, et plus précisément de

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II

		race angevine	race nantaise	race de Palluau
Localité-type		Thorigné	le Pigeon-Blanc	Palluau
Taille (nains exclus)		$\overline{L}$ = 14,77 mm	$\overline{L}$ = 15,30 mm	$\overline{L}$ = 19,65 mm
Forme		"en nucule" ou subtriangulaire	subtriangulaire arrondie	subtriangulaire
Test		d'épaisseur variable	très épais	très épais
Convexité maximale		faible à moyenne, atteinte à mi-hauteur	forte, atteinte à mi-hauteur	moyenne, atteinte à mi-hauteur
Bord dorsal postérieur		long	long	long
Troncature anale		bien marquée	peu marquée	± marquée
Bord palléal		avec ou sans crénelures	avec ou sans crénelures	avec ou sans crénelures
Aspect général de l'ornementation		partielle ou complète; régulière;	complète; régulière;	partielle; régulière;
		cordons disposés sur surface scalariforme	cordons disposés sur surface arrondie	cordons disposés sur surface légèrement scalariforme
Cordons		concentriques, obliques en arrière;	concentriques, circulaires;	concentriques, faiblement obliques en arrière;
		au départ, déjetés vers l'arrière;	au départ, déjetés vers l'arrière;	au départ, déjetés vers l'arrière;
		à section aiguë, d'égale grosseur, régulièrement espacés, séparés par des intervalles plus larges qu'eux	à section aiguë, d'égale grosseur, régulièrement espacés, séparés par des intervalles plus larges qu'eux	à section aiguë, d'égale grosseur, régulièrement espacés, séparés par des intervalles plus larges qu'eux
Crochet		prosogyre, faible et émoussé; pointe du crochet orientée dans le plan de séparation des valves	prosogyre, assez fort et saillant; pointe du crochet orientée dans le plan de séparation des valves	prosogyre, assez faible et émoussé; pointe du crochet orientée dans le plan de séparation des valves
Charnière	Plateau cardinal	peu épais, bien étalé en longueur	très épais, assez étalé en longueur	épais, bien étalé en longueur
	Dents cardinales	assez fortes, peu proéminentes, bien espacées	fortes, un peu proéminentes et espacées	fortes, peu proéminentes et espacées

TABLEAU COMPARATIF DES RACES D'*Astarte (A.) omalii scalaris* DESHAYES.

Source : MNHN, Paris

l'Anjou (race angevine). On la retrouve également à Palluau en Vendée (race de Palluau), sous une forme un peu différente — convergence avec *A. fusca* (Poli) — et une taille plus grande. Les ressemblances avec *A. fusca* (Poli) sont si prononcées chez les spécimens récoltés au Pigeon-Blanc et dans les environs de Montaigu (race nantaise) qu'à la limite il est difficile de séparer *A. omalii scalaris* d'*A. fusca inerasata*. Nous retiendrons, d'une part que les variations phénotypiques des *Astarte* redoniennes sont en partie liées aux régions (formation de races locales) ; d'autre part, et cela en rapport avec les conditions de milieu, il est plus facile de rapprocher deux espèces ou sous-espèces ayant une même provenance (Pl. I, fig. 5 et 6) que deux individus d'une même espèce ou sous-espèce issus de deux régions différentes (Pl. I, fig. 3 et 4), en l'occurrence les gisements de l'intérieur du golfe redonien et ceux qui sont plus en contact avec les influences océaniques (Lauriat-Rage, 1979). Je me propose d'étudier en détail ces deux points. Je donne ici de façon sommaire les principaux caractères de chacune des trois races (tabl. II).

La race angevine (Pl. I, fig. 4) est plus petite que la race nantaise et la race de Palluau ; chez la race angevine, on note aussi que le test est moins épais, la convexité de la coquille moins forte, la forme moins triangulaire, la troncature anale plus marquée et le plateau cardinal moins épais que chez les deux autres races. C'est l'ornementation différente chez les trois races qui, en plus des autres caractères, permet en définitive de séparer les catégories. En effet, la race angevine présente une ornementation bien scalariforme faite de cordons obliques en arrière, à section aiguë, séparés par des intervalles plus larges que les cordons ; les coquilles sont le plus souvent entièrement ornées. Ce dernier point éloigne la race de Palluau qui possède par ailleurs, de façon atténuée, les caractères ci-dessus.

La race de Palluau (Pl. I, fig. 2) est donc toujours partiellement ornée (forme bipartite atténuée) ; les cordons s'effacent complètement avant la mi-hauteur. Des trois races, la race de Palluau est la plus proche du morphotype anglais d'*A. omalii omalii*.

L'ornementation de la race nantaise (Pl. I, fig. 3) est différente de celle des deux autres races parce que la coquille a une forme triangulaire à peine inéquilatérale provoquant la disposition tout à fait circulaire des cordons. Ces cordons montrent une section arrondie car ils recouvrent une surface régulièrement convexe et non scalariforme. Ajoutons que généralement la hauteur des coquilles de la race nantaise est supérieure à celle des spécimens de l'Anjou ; ce caractère paraît très variable chez la race de Palluau.

En outre, la race angevine peut être présente sous une forme naine (Pl. IX, fig. 4-11 ; Fig. 12). Les rares individus nains de la race nantaise (Pl. IX, fig. 12 et 13) ne diffèrent pas des spécimens nains d'Anjou.

Historique et discussion :

Anjou

Il m'a paru nécessaire de reprendre et de discuter l'historique d'*A. scalaris* Deshayes (*A. omalii scalaris* Desh.), dont la synonymie avec une espèce voisine, *A. solidula* Deshayes, a souvent prêté à confusion.

Ayant établi la synonymie comme suit :

A. scalaris Desh. = *A. omalii scalaris* Desh.
A. scalaris Desh. *in* Duj. = *A. solidula* Desh.

et dans le but de ne pas altérer la dénomination des espèces par les auteurs, je n'introduirai dans cette discussion le terme « *omalii* » à propos d'*A. scalaris* Desh. que lorsque moi-même prendrai position.

Si l'on se rapporte à la première description de Deshayes (1830) pour chacune de ces deux espèces, il ne doit pas y avoir d'erreur d'interprétation. En effet, bien que l'auteur n'ait jamais figuré *A. solidula* et plus tardivement seulement (1853, pl. 22, fig. 6 et 7) *A. scalaris*, il a donné dès 1830 deux diagnoses suivies de deux descriptions suffisamment précises, dont les caractères différentiels portent sur la forme et l'ornementation. Pour *A. omalii scalaris* Desh. nous retiendrons les caractères suivants : coquille subtriangulaire, aplatie et peu épaisse, couverte de cordons concentriques étroits, espa-

Source : MNHN, Paris

FIG. 12. — Variations de la taille chez la race angevine d'*A. omalii scalaris*.
— forme de taille normale : gisements de Thorigné et de Sceaux. — forme naine : gisement des Pierres-blanches.
C = convexité, L = longueur (en mm).

cés et scalariformes, d'autant plus réguliers qu'ils sont proches du crochet (Pl. V, fig. 5). À cette espèce Deshayes oppose *A. solidula* Desh., plus orbiculaire, cordiforme, à test épais et solide, ornée de cordons concentriques arrondis, assez serrés près du crochet, laissant le plus souvent de faibles intervalles entre eux et se groupant ensuite par trois ou quatre (Pl. X, fig. 1). Ajoutons qu'*A. omalii scalaris* Desh. est en principe plus grande qu'*A. solidula* Desh. et surtout qu'il existe une différence de provenance qui, dans le cas particulier, correspond à une différence stratigraphique. En effet, *A. omalii scalaris* Desh., fossile des environs d'Angers, est une forme très répandue dans le Redonien de cette région, mais ne figure pas, à notre connaissance, dans le Miocène moyen du bassin de la Loire [1], alors qu'*A. solidula* Desh. appartient à ces deux niveaux. Mais Deshayes n'ayant cité que la Touraine pour cette dernière espèce, il ne doit pas y avoir de confusion entre la description de son *A. solidula* des faluns helvétiens et celle de son *A. scalaris* de l'Anjou, les deux types étant trop différents.

L'interprétation de ces deux espèces devient souvent erronée à la suite de la diagnose d'*A. scalaris* (*non* Desh.) donnée par Dujardin et de la figure correspondante (1837, p. 260, pl. XVIII, fig. 5). Cette diagnose et cette figure se rapportent pour moi à *A. solidula* Desh. La confusion tient au fait que

1. Toutefois une exception resterait à confirmer : il existe dans la collection Couffon du Musée d'Angers un spécimen complet (les deux valves en connexion) dans un très bon état de conservation, provenant, selon l'étiquette, du gisement miocène de la Beurelière (Pl. VI, fig. 1). Après vérification sur le terrain (récoltes avec Ph. Janvier, Juil. 1971), la Beurelière n'a pas révélé la présence d'*Astarte*, ce genre étant remplacé par de nombreuses *Crassatella*. Il me paraît surprenant qu'un tel gisement, avec des fossiles souvent usés et mêlés à des galets de plage, puisse fournir un individu bivalve, fait peu fréquent dans le faciès pontlévien mais qui n'est pas rare au Redonien où, dans l'ensemble, les spécimens sont mieux conservés. La présence d'*A. omalii scalaris* Desh. dans le Pontlévien de la Beurelière, si elle était prouvée, mériterait d'être mentionnée ; cela signifierait qu'*A. omalii* Jonk. aurait commencé sa migration en Atlantique avant le Redonien.

Source : MNHN, Paris

certaines variations morphologiques d'*A. solidula* Desh. des faluns de la Touraine évoquent en partie les variations d'*A. omalii scalaris* Desh. En effet, comparons un spécimen d'*A. solidula* Desh. des faluns miocènes de la Peltière près de Sepmes (I.-et-L.) (Pl. X, fig. 2) avec un spécimen d'*A. omalii scalaris* Desh. typique provenant du Redonien de Thorigné (Pl. V, fig. 5) ; ces deux valves, à contour peu élevé, sont aplaties, peu épaisses, marquées postérieurement par une troncature anale et leur charnière ne présente pas de différence notable ; leur ornementation examinée en détail est toutefois différente. De même, certaines *A. omalii scalaris* Desh. à cordons plus fins et plus nombreux, que je crois pouvoir rattacher à la variété *a* d'*A. scalaris* Desh., se rapprochent beaucoup de certains variants miocènes d'*A. solidula* Desh. : j'ai pris pour exemple des spécimens peu inéquilatéraux, à bord dorsal postérieur relativement allongé, conférant à la coquille une forme plus triangulaire qu'ovale, provenant de Sceaux (Pl. VI, fig. 8 et 9) (récoltes 1966 et 1967) et qui sont morphologiquement comparables à quelques individus miocènes de Sepmes (Pl. X, fig. 3), Manthelan, Pontlevoy et Ferrière l'Arçon ; néanmoins une étude de détail (voir p. 32 et 46) de l'épaisseur du test, de la forme des cordons, de leur espacement et de leur disposition sur la pointe du crochet permet de séparer *A. omalii scalaris* Desh. d'*A. solidula* Desh. (tabl. III). À la limite, il reste quelques cas difficiles à départager.

TABLEAU III

		Astarte (s. str.) solidula Deshayes	Astarte (s.) omalii scalaris Deshayes	Astarte (s.) fenax Jacquemin (fascie 1)	Astarte (s.) solecta Jacquemin Lauriat-Rage
Localité de référence		St-Clément	Thorigné	St-Michel	St-Michel
Taille (valve gauche)		L = 9,46 mm	L = 14,77 mm	L = 14,29 mm	L = 14,85 mm
Forme		subcirculaire ou subtrigonale	"en coeur" ou subtrigonale	"en coeur" ou subtrigonale	"en coeur" ou subtrigonale
Test		épais	épaisseur moyenne	épais	assez épais
Convexité maximale		forte, située au dessus de la hauteur	latérale à moyenne, située à mi-hauteur	forte, située au dessus de la hauteur	forte, située un peu avant la mi-hauteur
Bord dorsal postérieur		court	long	court	long
Troncature anale		peu marquée	bien marquée	peu marquée	assez marquée
Bord palléal		rectiligne	assez ou très sinueux	assez ou très sinueux	assez ou très sinueux
Aspect général de l'ornementation		pustulée et irrégulière ou radiale et régulière; cordons disposés en quinconce	pustulée ou nettement ponctuée; régulière; cordons disposés en quinconce alternativement	pustulée ou nettement ponctuée; assez irrégulière, cordons disposés en quinconce	pustulée et régulière; cordons disposés en quinconce
Cordons		consécutifs, alternants	contournés, obliques en arrière	consécutifs, alternants	consécutifs, alternants
		au départ, déjetés vers l'avant	au départ, déjetés vers l'arrière	au départ, déjetés vers l'avant	au départ, déjetés vers l'arrière
		à section régulière, d'égale grosseur, assez groupés par 2 ou par 3, séparés par des intervalles étroits	à section aigüe, d'égale grosseur, régulièrement espacés, séparés par des intervalles plus larges qu'eux	à section carrée, d'égale grossissant, assez irrégulièrement espacés, séparés par des intervalles étroits	à section aplatie, d'égale grosseur, régulièrement espacés, séparés par des intervalles assez étroits
Crochet		faiblement prosogyre, assez long au départ, pointe du crochet très réduite	prosogyre, labile et émoussé, pointe du crochet orientée dans le plan de séparation des valves	prosogyre, fort et épais, pointe du crochet orientée vers l'intérieur des valves	prosogyre, assez fort et épais; pointe du crochet orientée vers l'intérieur des valves
Charnière	Plateau cardinal	épais et remanié	peu épais et bien étalé en longueur	très épais et remanié	épais et assez remanié
	Dents cardinales	fortes, peu proéminentes	assez fortes, peu proéminentes, bien espacées	assez fortes, peu proéminentes, peu espacées	assez fortes, proéminentes, peu espacées

TABLEAU COMPARATIF DES ESPÈCES DU SOUS-GENRE *Astarte* PRÉSENTES AU REDONIEN.

Je pense que Dujardin a décrit l'espèce de la Touraine dans une conception élargie, parce qu'*A. scalaris* Desh. *in* Duj. (en réalité *A. solidula* Desh.) présente au Miocène moyen des variations importantes (Pl. X, fig. 1-3), qui s'atténuent au Redonien où l'espèce devient plus homogène (Pl. X, fig. 4 et 5). Devant ce polymorphisme et ignorant à cette époque les différences stratigraphiques des divers gisements envisagés, Dujardin a réuni *A. scalaris* Desh. et *A. solidula* Desh. en une seule espèce (*A. solidula* devenant une variété d'*A. scalaris* Desh., opinion reprise par Dollfus et Dautzenberg, 1901) et en a donné une diagnose dont il a emprunté certains termes aux descriptions des deux espèces de Deshayes. Si dans le « Traité Élémentaire de Conchyllologie », ouvrage paru après l'intervention de Dujardin, Deshayes a signalé qu'*A. scalaris* est commune en Touraine, je pense qu'en présence d'un

Source : MNHN, Paris

matériel si polymorphe, il a élargi le sens de son espèce et qu'il s'agit là d'un des aspects variables d'*A. solidula* du Miocène.

J'admets avec Dollfus et Dautzenberg (1909) qu'*A. rustica* Millet 1854 est synonyme d'*A. scalaris* Desh., malgré l'imprécision de la diagnose de Millet, dont les termes trop généraux, ajoutés à des contradictions à propos des localités citées, peuvent finalement s'appliquer à quatre espèce et sous-espèces différentes : *A. omalii scalaris* Desh., *A. solidula* Desh., *A. fusca incrassata* (Brocc.) et *A. sulcata redonensis* Lauriat-Rage, 1975 (voir tabl. III). Il convient néanmoins de préciser que l'auteur a donné la diagnose de son espèce en deux temps qui font apparaître, à mon avis, des caractères de variations. En effet, après avoir seulement cité *A. rustica* en Anjou (1854, p. 169), Millet en a donné une brève description (1864, p. 680 et 1865, p. 602), à propos du gisement pontilévien de la Beureliére. La diagnose est conforme à l'unique spécimen de la collection Couffon provenant, d'après l'étiquette, de cette localité (Pl. VI, fig. 1). Puis Millet a décrit (1866, p. 26) une forme épaisse et partiellement costulée qui pourrait correspondre à la variation convexe (Pl. VI, fig. 12 et 18), stade intermédiaire entre *A. omalii scalaris* Desh. et *A. omalii omalii* Jonk., moins abondante que la forme typique (Pl. VI, fig. 17), mais néanmoins répandue dans les gisements redoniens d'Anjou.

Étant donné les variations observées à l'intérieur d'une même espèce, j'ai donné cette interprétation mais, finalement, rien ne prouve qu'il s'agisse en réalité de l'une de ces quatre espèces ou sous-espèces précitées, ou de deux, ou de trois ou des quatre en même temps car, moi-même, avec près d'un siècle de références bibliographiques et en présence d'un matériel plus complet, ai parfois de grandes difficultés à les séparer. L'ambiguïté n'a pas été levée par Bardin (1881) car cet auteur place *A. solidula* Desh. et *A. scalaris* Desh. en synonymie avec *A. rustica* Millet. On comprend mal pourquoi Couffon (1903) a cité, à St-Clément, *A. rustica* Millet dont les dimensions et surtout la fréquence correspondent en réalité à celles d'*A. solidula* Desh. On peut même dire que St-Clément est par excellence un gisement à *A. solidula* Desh., alors qu'*A. omalii scalaris* Desh. est comparativement peu abondante et, surtout, morphologiquement différente. Je retrouve la même ambiguïté pour le gisement des Pierres-Blanches (Couffon, 1905) car, une fois encore, on peut aussi bien rapporter cette description à *A. omalii scalaris* Desh. qu'à *A. solidula* Desh.

Une éventuelle confusion peut se faire entre *Crassatina concentrica* (Duj.) et *A. omalii scalaris* en raison de leur ornementation assez voisine. Mais l'examen très rapide de la charnière (position interne du ligament chez *Crassatina*) ne crée aucun problème quant à leur distinction. Plus tard, Couffaluter a cité les deux espèces : *A. scalaris* Desh. (= *A. omalii scalaris* Desh.) et *A. solidula* Desh. Il est vrai qu'*A. solidula* Desh. avait été figurée par Dollfus et Dautzenberg (1909), évitant par la suite est vrai qu'*A. solidula* Desh. avait été figurée par Dollfus et Dautzenberg (1900), évitant par la suite de telles confusions. J'ai pu consulter un manuscrit de Couffon (? 1920-35) comportant des spécimens redoniens photographiés avec leur légende. Couffon a figuré, provenant de St-Clément, sous le nom d'*A. scalaris* Desh., six spécimens nains d'*A. omalii scalaris*. Ces petites formes sont caractéristiques du gisement des Pierres-Blanches, localité d'ailleurs rajoutée au crayon sur le manuscrit. De toute évidence, Couffon n'avait pas fait une étude détaillée des *Astarte* car, dans ce même manuscrit, il a appelé *Crassatella (Crassina) concentrica* Duj. var. *tisa* de Gregor. et var. *eba* de Gregor. des spécimens provenant de Thorigné et correspondant respectivement à *A. fusca incrassata* (Brocc.) et à *A. omalii scalaris* Desh. L'erreur est confirmée dans les collections, puisque la grande population d'*A. omalii scalaris* Desh. de Thorigné est appelée *Crassatella concentrica* Duj. var. *eba* de Gregor.

Je partage le point de vue de Dollfus et Dautzenberg (1909, p. 278) sur *A. solidula* Desh. Toutefois, les figures 13 et 18 de la planche XIX reviennent bien à cette espèce et non à *Crassatina concentrica* (Duj.), alors que les figures 27 et 28 se rapportent à cette dernière et non à *A. solidula* Desh. Ces fautes de transcription, relevées par Glibert et Van de Poel (1970), expliquent certaines erreurs commises par Couffon. Par ailleurs, Sacco (1899) insiste sur la distinction à maintenir entre *A. scalaris* Desh. et *A. solidula* Desh.

La révision sur place des gisements redoniens encore visibles de l'Anjou (récoltes avec M. Gruet, 1966 à 1972) et des principaux gisements miocènes de faciés pontilévien en Touraine et à la Beureliére en Anjou (récoltes avec Ph. Janvier, 1971) m'a été indispensable pour prendre position au cours de la discussion de cet historique.

Source : MNHN, Paris

Bretagne

Les *Astarte* citées dans les gisements de la région de Rennes (Dollfus, 1904 ; Kerforne, 1921 b), ainsi que celles figurant dans les anciennes collections, sont habituellement appelées *A. scalaris* Desh. Bien que morphologiquement voisins d'*A. omalii scalaris*, ces spécimens appartiennent en réalité à une autre sous-espèce, *A. sulcata redonensis* Lauriat-Rage, caractéristique de cette partie du golfe (Pl. XI, fig. 2 et 3, 10-20).

Basse-Loire

Malgré l'abondance du matériel de la Basse-Loire (collection du Muséum de Nantes), l'attribution d'un nom d'espèce aux *Astarte s.s.* de cette région n'a jamais été définitivement établie. Cependant les anciens auteurs avaient pressenti à la fois une parenté avec *A. scalaris* Desh. (= *A. omalii scalaris* Desh.) et des convergences entre le groupe d'*A. omalii* Jonk. et le groupe d'*A. fusca* (Poli). L'étude approfondie de ces questions me conduit à reprendre la même démarche.

Vasseur (1881) fut le premier à rapprocher les spécimens de la Basse-Loire, plus précisément de la Dixmerie, d'*A. omalii* Jonk. du Crag. Puis Dollfus (1908) a signalé à Montaigu la présence simultanée de l'espèce méditerranéenne *A. fusca* (Poli) et de l'espèce nordique *A. basteroti* Jonk. Dans le même article, l'auteur a cité aux Cléons une espèce voisine : *A. sulcata*. Comme le montrent les corrections apportées par Dollfus lui-même sur des feuilles manuscrites illustrées de quelques figures, la variété *transversa* d'*A. sulcata* est voisine d'*A. basteroti* Jonk. Ailleurs encore, nous trouvons une synonymie entre *A. sulcata* Da Costa et *A. fusca* (Poli). Dumas (1908) a mentionné la grande abondance des *Astarte* au Pigeon-Blanc, sans toutefois nommer d'espèces. De même, Péneau (1921) a simplement cité le genre *Astarte*. Il s'agit de voir en détail à quelles espèces ou sous-espèces on doit rapporter ces diverses populations.

Palluau et environs ; Oléron

À Palluau même il existe plusieurs gisements dont les plus anciens signalés par Dollfus et Dautzenberg (1909) sont situés sur le territoire du château ; plus récemment, M. Ters m'a communiqué pour étude un très intéressant matériel provenant de deux puits (Puits Total et Puits Martineau) creusés pour l'adduction de l'eau à des maisons de cette commune. De même, les environs de Palluau (le Pas, Falleron, etc.) ont fourni diverses faunes redoniennes qui ont donné lieu à une publication sur la Vendée (Ters *et al.*, 1970).

En ce qui concerne le gisement de la Morelière dans l'île d'Oléron, rapporté par Dollfus (1901) au Redonien, ni Degrange-Touzin (1906), ni Peyrot (1906), ni Corlieux (1968) ne citent d'espèces d'*Astarte*. Seul Degrange-Touzin décrit deux *Astarte*, dont l'une, commune avec une forme des faluns de Salles, est vraisemblablement une sous-espèce d'*A. fusca* (Poli) ; l'autre correspond soit à *A. omalii scalaris* (Desh.), soit à *A. sulcata redonensis* Lauriat-Rage.

1. — Étude morphologique de la race angevine

Il convient de distinguer ici deux types de populations qui seront examinées séparément : les individus de taille normale et les individus nains.

a) Populations de taille normale.

Étant donné le polymorphisme d'*A. omalii scalaris* Desh., je parlerai d'abord des gisements où la forme typique est bien représentée. Puis j'examinerai les variations de cette sous-espèce, parfois importantes dans certaines localités.

Source : MNHN, Paris

Description :

La race angevine correspond à la diagnose de Deshayes (voir ci-dessus). C'est à Thorigné qu'*A. omalii scalaris* Desh. est la plus abondante (160 spécimens, pour la plupart de la collection Couffon, Musée d'Angers) et présente le moins de variations. Les coquilles de ce gisement sont, dans leur majorité, aplaties, peu épaisses, presque entièrement costulées et à charnière assez faible, ces quatre caractéres étant liés (Pl. V, fig. 1-15). La morphologie des valves trouvées á Thorigné est typique de la race angevine, mais en ce qui concerne la taille moyenne (L = 14,8 mm), ce gisement n'est pas caractéristique, car la population est incomplète (les petites coquilles manquent).

La ressemblance, selon Deshayes, avec une nucule (Pl. V, fig. 6 et 7) provient, dans les meilleurs cas, de l'effacement maximum de la pointe du crochet, le bord dorsal antérieur étant pratiquement rectiligne et délimitant une lunule allongée, étroite et peu excavée. L'écusson, plus allongé que la lunule, est très légérement convexe et également étroit. L'aplatissement de la surface de la région umbonale confère à la coquille une faible convexité et surtout une ornementation régulièrement scalariforme (Fig. 4 H) jusqu'à mi-hauteur, rappel de la forme bipartite (Pl. V, fig. 2, 13-15). On compte 15 á 20 cordons aigus au sommet, obliques en arriére, allant le plus souvent jusqu'au bord palléal, les derniers étant plus ou moins atténués et espacés. Les intervalles sont plus larges que les cordons et ceci est en rapport avec la disposition étagée qui montre un étirement de la surface. Le bord palléal est plus développé du côté anal et fréquemment crénelé, les empreintes musculaires sont assez petites et peu profondes, celle du manteau est peu éloignée du bord.

Le plateau cardinal est peu épais et toujours en dessous, c'est-à-dire jamais surplombant, avec un contour régulièrement arqué (Fig. 5 B2). Cependant, si la dent 3b est forte, on observe parfois un léger creusement du bord inférieur du plateau cardinal, juste en arrière de la dent, mais jamais une sinuosité nettement marquée comme cela se voit chez la forme renflée d'*A. omalii omalii* Jonk. (Pl. II, fig. 9). Si la sinuosité est faible mais indépendante de la dent 3b (exemple : les valves gauches), la coquille tend déjà vers les formes de passage morphologique à *A. omalii omalii* Jonk. (Pl. V, fig. 12). La charnière d'*A. omalii scalaris* Desh. n'a jamais été décrite dans le détail. J'en donne ici les caractéristiques en indiquant les différences avec la description d'*A. omalii* Jonk. *in* Glibert, 1945, p. 111, c'est-à-dire pour moi *A. omalii omalii*. Si l'aspect du plateau cardinal est trés différent, les dents elles-mêmes ne montrent pas de variations importantes. Toutes les structures sont également divergentes à partir de la pointe du crochet.

Description de la charnière :

Valve droite. AI, longe le tiers inférieur de la lunule, est rectiligne, peu épaisse, plus haute que le bord dorsal antérieur et séparée de celui-ci par une rainure assez étroite et en principe bien visible.

3a, toujours petite, parfois pointue, confondue avec le bord lunulaire, séparée de 3b par une fossette triangulaire et profonde.

3b, médiane, forte, triédrique, irrégulièrement cannelée sur ses faces antérieure et postérieure, souvent divisée en deux à partir du sommet par un sillon médian plus ou moins marqué, séparée de 5b par une fossette triangulaire et peu profonde plus grande que la fossette antérieure.

5b, faible, allongée, soudée à la nymphe.

PIII, confondue avec le bord dorsal postérieur, parfois visible.

Valve gauche. AII, étroite, allongée, rectiligne, confondue avec le bord lunulaire.

2a, oblique, pointue, généralement plus petite que 4b, proche du bord lunulaire et séparée de celui-ci par une fossette petite et profonde ; irrégulièrement cannelée sur sa face postérieure, cette dent est séparée de 4b par une fossette médiane, triangulaire et assez profonde.

4b, oblique, triédrique, plus forte que 2a, divisée en deux à partir du sommet par un sillon médian, irrégulièrement cannelée sur sa face antérieure, distincte de la nymphe dont elle est séparée par une fossette peu profonde.

PII, de même longueur que AII, assez étroite, plus haute que le bord dorsal postérieur et séparée de celui-ci par une rainure étroite et allongée.

La nymphe est large et contribue à agrandir la surface du plateau cardinal ; il n'est pas rare que son bord postérieur recouvre partiellement la fosse ligamentaire. Il n'a pas été observé de charnière inversée.

Source : MNHN, Paris

En résumé, les caractéristiques de la race angevine d'*A. omalii scalaris* ont été établies à partir de la population très homogène de Thorigné. On connaît aujourd'hui deux petits gisements nouveaux (récoltes avec M. Gruet, nov. 1970) aux fermes du Chauvereau et du Grand-Moulin près St-Clément, où j'ai compté quelques fragments de coquilles d'*A. omalii scalaris* aussi typiques que les spécimens de Thorigné.

Variations : si, comme je viens de le dire, *A. omalii scalaris* est très bien représentée à Thorigné sous sa forme typique, on relève cependant dans cette localité quelques termes de passage morphologique à *A. omalii omalii*. Ces derniers sont plus convexes et plus épais et montrent un creusement plus accentué de la lunule ; la hauteur augmente par rapport à la longueur et l'ornementation s'atténue rapidement (Pl. V, fig. 12).

— À St-Clément, on remarque quelques termes de passage à *A. omalii omalii*.

— À Contigné, on compte en tout une dizaine de spécimens qui s'écartent un peu du type angevin et correspondent à des formes de passage plus ou moins avancées vers *A. omalii omalii*, sans que cette dernière soit vraiment représentée (Pl. V, fig. 17). Pour ces quelques spécimens, les caractères les différenciant d'*A. omalii omalii* sont, outre la taille plus petite, une lunule moins excavée, un bord cardinal peu sinueux, une ligne palléale moins éloignée du bord, en particulier du côté anal.

— À Noëllet, les coquilles présentent peu de variations et sont plus petites qu'à Thorigné.

— À Sceaux, plusieurs récoltes effectuées avec M. Gruet (1966-68) dans la ferme de la Presselière m'ont permis de recueillir un échantillon intéressant. Dans cette localité, *A. omalii scalaris* typique y est assez rare et nous sommes principalement en présence de formes de passage à *A. omalii omalii*. Cependant, tant que l'aspect scalariforme des cordons de la région umbonale reste observable, nous pouvons considérer qu'il s'agit encore de la sous-espèce *A. omalii scalaris*. Mais, en même temps, le bord cardinal des spécimens de transition est déjà sinueux à la manière d'*A. omalii omalii*, la hauteur et la convexité augmentent ainsi que la taille parfois ; l'ornementation s'atténue ou disparaît à mi-hauteur de la coquille. À l'extrême, les coquilles les plus épaisses, à lunule large et excavée et ligne palléale assez éloignée du bord, sont des stades très voisins d'*A. omalii omalii* (Pl. VI, fig. 12). Chez quelques spécimens à contour plus triangulaire qu'ovale, les cordons nettement moins scalariformes se resserrent près du crochet (var. *a* Desh.) (Pl. VI, fig. 8 et 9). Dans certains cas, la forme générale de la coquille globuleuse et elliptique, les crochets pointus et peu proéminents et la troncature anale assez forte, rappellent le variant *elliptica* d'*A. omalii omalii* (Pl. VI, fig. 13, 14 et 15).

Rapports et différences :

Par ses dimensions et son aspect « en nucule », la race angevine d'*A. omalii scalaris* Desh. peut être confondue avec *A. fusca incrassata* (Brocc.) et *A. sulcata redonensis* Lauriat-Rage (Pl. I, fig. 4-6). Si la forme devient triangulaire, il peut s'ajouter une confusion supplémentaire avec *A. solidula* Desh. (Pl. I, fig. 7), bien que cette dernière soit en principe plus petite. Mais *A. solidula*, sous sa forme subtriangulaire (Pl. X, fig. 3), est fréquente dans les faluns miocènes et peu abondante au Redonien où elle devient en général plus orbiculaire (Pl. X, fig. 4). Il est donc important de déterminer avec précision si l'on a affaire à *A. omalii scalaris* ou à *A. solidula*, la signification stratigraphique de la seconde pouvant varier (voir p. 29).

Par son test souvent peu épais, la convexité maximale de ses valves atteinte à mi-hauteur, son bord dorsal postérieur long, sa troncature anale bien visible, son ornementation régulière, la forme aiguë de ses cordons, l'orientation de départ de l'ornementation, *A. omalii scalaris* se rapproche d'*A. sulcata redonensis*. La possibilité de confusion est encore plus grande chez les populations naines.

En revanche, *A. solidula* et *A. fusca incrassata* se distinguent d'*A. omalii scalaris* par des caractères opposés : un test épais, une convexité maximale des valves atteinte dès le premier tiers de la hauteur, un bord dorsal postérieur court, un bord palléal régulièrement arqué, une ornementation irrégulière, des cordons à section arrondie.

A. omalii scalaris possède quelques caractères propres (tabl. III) :

Source : MNHN, Paris

— La pointe du crochet est orientée dans le plan de séparation des valves et non vers l'intérieur des valves comme on le voit chez *A. fusca incrassata* et *A. sulcata redonensis* ; chez *A. solidula*, l'extrémité du crochet étant trop émoussée et de plus en général usée, il est difficile de préciser l'orientation exacte de sa pointe.

— Le plateau cardinal long s'étend sur une surface relativement vaste, contrairement aux trois autres espèce et sous-espèces, mais comprend comme celles-cí des dents et des fossettes peu différentes les unes des autres ; seul l'espacement entre les dents et les fossettes est plus grand chez *A. omalii scalaris*.

— La disposition des cordons sur la règion umbonale et jusquà mi-hauteur est scalariforme, par opposition aux trois autres espèce et sous-espèces chez lesquelles l'ornementation est disposée sur une surface arrondie. Chez *A. omalii scalaris* l'étirement des cordons sur la région umbonale leur confère une base élargie et un sommet aigu, tandis qu'*A. solidula* et *A. fusca incrassata* sont pourvues de cordons larges et arrondis. *A. sulcata redonensis* occupe à cet égard une position intermédiaire car les cordons ont une forme plutôt aiguë, en rapport avec une base généralement étroite. Corrélativement à l'aspect étagé de l'ornementation, *A. omalii scalaris* se distingue encore des trois autres par des intervalles plus larges que les cordons.

— Si les cordons sont concentriques chez les quatre espèce et sous-espèces qui nous intéressent ici, néanmoins ils ne sont pas parfaitement circulaires chez la race angevine d'*A. omalii scalaris*. En effet, ils présentent une obliquité vers l'arrière presque toujours bien marquée. Il en découle une légére tendance á la forme carénée et une accentuation de la troncature anale.

Les caractéres différentiels des races angevine, nantaise et de Palluau sont mentionnés p. 28 et tabl. II.

b) POPULATIONS NAINES.

Description :

Le gisement des Pierres-Blanches, á Chalonnes, où les petites coquilles (L = 6,5 mm) abondent (Bivalves et Gastéropodes) a livré des spécimens d'*A. omalii scalaris* caractérisés par une taille trés faible (Pl. IX, fig. 4-7 ; Fig. 12). En raison de l'abondance de la population naine aux Pierres-Blanches (plus de cent valves), j'aí choisi cette localité pour sa descríption.

Je ne pense pas que cette population puisse être constituée de formes juvéniles d'*A. omalii scalaris* (population normale). En effet, bien que ne disposant comme matériel de comparaison que de rares spécimens jeunes d'*A. omalii scalaris*, je relève néanmoins quelques différences morphologiques : les valves de ces jeunes individus récoltés à Thorigné (Pl. V, fig. 1), Contigné (Pl. V, fig. 16) et Sceaux (Pl. VI, fig. 7) possédent un bord palléal non crénelé largement arrondi, qui leur donne un contour presque orbiculaire ; l'ornementation est d'autant plus lâche que l'on s'éloigne du crochet. En revanche, les petits spécimens des Pierres-Blanches (Pl. IX, fig. 4-7) ont un bord palléal, garni ou non de crénelures, plus réduit sauf dans la partie postérieure, leur conférant une forme généralement ovale ; l'ornementation est régulière et demeure assez serrée sur toute la surface.

À mon avis, il s'agit là d'une forme naine d'*A. omalii scalaris*, car ces petites coquilles possèdent en miniature les caractères de cette sous-espéce (Fig. 12 et 5 B). Cependant, en raison de la très petite taille, l'aspect scalariforme des cordons dans la région umbonale est atténué, sauf chez les spécimens les plus grands quí sont alors tout à fait comparables aux individus normaux. D'une manière générale, les cordons concentriques sont plus larges à leur base qu'à leur sommet et séparés par des intervalles à peine plus grands. Les cordons et les intervalles s'agrandissent et se desserrent légérement au-delà de la région umbonale, mais les coquilles sont toujours entiérement costulées, caractére lié à leur faible convexité et à la petite taille des adultes. La lunule et l'écusson sont faiblement striés et limités par une carène bien dessinée. Les empreintes musculaires restent visibles et la ligne palléale se situe à même distance relative du bord que celle de la forme normale d'*A. omalii scalaris*. La présence de

Source : MNHN, Paris

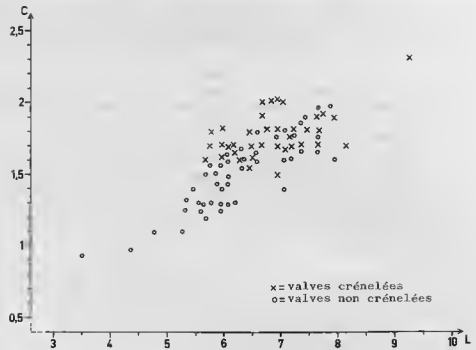


FIG. 13. — Comparaison de la taille des valves à bord palléal crénelé ou non crénelé chez la forme naine d'*A. omalii scalaris* (les Pierres-Blanches).

C = convexité, L = longueur (en mm).

crénelures sur le bord palléal de la plupart des plus grands spécimens (Fig. 13) témoigne en faveur de l'âge adulte d'une partie de cette population. Les caractères adultes se lisent aussi sur la charnière qui est, chez les plus grands spécimens (longueur atteignant 9 mm), parfaitement formée avec des dents bien individualisées. Je donne une description détaillée de la charnière de cette forme naine jamais décrite et qui présente, en raison de la taille, quelques différences avec les populations normales ; par ailleurs, elle servira de base à la comparaison des autres populations naines (voir p. 49, 64, 66).

Description de la charnière :

Valve droite. AI, étroite, allongée, forte en son milieu, généralement plus haute que le bord dorsal antérieur, dont elle est séparée par une fossette très allongée et assez profonde ; située à peu près dans le prolongement de 3a ; vers le bas, se termine au même point que la lunule ou un peu après celle-ci.

3a, faible, oblique, étroite, plutôt pointue, confondue à sa base avec le bord lunulaire ; séparée de 3b par une fossette assez profonde, parfois triangulaire.

3b, médiane, forte, haute, triédrique, située sous le crochet, d'autant moins verticale que celui-ci est prosogyre ; cannelée sur ses faces antérieure et postérieure, et possédant parfois un sillon médian ; séparée de 5b par une fossette assez profonde, parfois triangulaire, mais plus petite que la fossette précédente.

5b, faible, oblique, très étroite, allongée, soudée à la nymphe.

PIII, étroite, plus allongée que AI, à peu près d'égale hauteur sur toute sa longueur, confondue avec le bord dorsal postérieur ; vers le bas se termine à peu près au même point que l'écusson et rejoint la région anale.

Valve gauche. AII, étroite, très allongée, confondue avec le bord dorsal antérieur de part et d'autre un peu plus long qu'elle.

2a, plus ou moins oblique, assez forte et haute, allongée, pointue, nettement distincte du bord lunulaire dont elle est séparée par une petite fossette plus ou moins profonde et peu large ; face postérieure souvent cannelée ; séparée de 4b par une fossette médiane, située sous le crochet, grande, très profonde, parfois triangulaire.

4b, oblique, assez forte et haute, allongée, avec un sillon médian plus ou moins net, souvent cannelée sur sa face postérieure ; nettement distincte de la nymphe et séparée de celle-ci par une petite fossette plus ou moins profonde et peu large.

Source : MNHN, Paris

PIt, étroite, plus allongée que AII, à peu près d'égale hauteur sur toute sa longueur, souvent un peu plus haute que le bord dorsal postérieur dont elle est séparée par une fossette très allongée qui s'estompe vers le haut et rejoint la fosse ligamentaire ; vers le bas, se termine à peu près au même niveau que l'écusson et rejoint la région anale.

Nymphe étroite, allongée, plutôt plate et surplombant en arrière la fosse ligamentaire qui est profonde, étroite et très allongée, nettement distincte du bord de l'écusson. On notera de rares cas de charnière inversée.

Variations : les populations naines renferment, comme les populations normales, des termes de passage morphologique à *A. omalii omalii*. Ceux-ci sont peu nombreux, ils ont un plateau cardinal plus épais, une lunule plus excavée avec un crochet plus pointu et nettement prosogyre. La région postérieure est marquée par une troncature anale. Lorsque la troncature est bien dessinée il y a tendance à la forme carénée qui s'exprime simplement par un maximum de convexité des valves dans la région postérieure et d'obliquité des cordons vers l'arrière. En revanche, chez les spécimens les plus proches de la forme typique d'*A. omalii scalaris*, la troncature anale est alors moins visible, le bord inférieur de la coquille plus arrondi, les cordons bien concentriques et la convexité maximale des valves presque médiane.

Comme les populations normales, ces petites populations renferment des représentants subelliptiques (Pl. 1X, fig. 7-11), morphologiquement bien à part. Le bord dorsal postérieur des valves est court et la troncature anale haute, de sorte que l'ensemble de la coquille est déjeté vers l'arrière et que son bord inférieur devient presque rectiligne. Ces valves subelliptiques sont plus convexes que les autres et restent, malgré tout, entièrement costulées.

Rapports et différences :

Les spécimens nains d'*A. omalii scalaris* récoltés à Sceaux (Pl. 1X, fig. 9) sont morphologiquement voisins des représentants d'*A. solidula* de même taille (Pl. X, fig. 6). Ils sont à peu près aussi hauts que longs, possèdent un bord dorsal postérieur court en même temps qu'un bord palléal arrondi, donnant à la coquille un contour suborbiculaire. Mais l'ornementation reste du type *omalii*.

Parmi les petits spécimens, il est parfois difficile de séparer *A. omalii scalaris* d'*A. sulcata redonensis*. Mais bien que les longueurs respectives des bords dorsaux antérieur et postérieur soient pour ainsi dire les mêmes, on note une différence qui porte sur le contour palléal plus régulièrement arrondi chez *A. omalii scalaris* (Pl. IX, fig 4) et plus pincé antérieurement chez *A. sulcata redonensis* (Pl. XI, fig. 22). Les petites différences dans la charnière sont surtout liées à une convexité plus grande chez *A. sulcata redonensis* ; il en découle que le plateau cardinal de cette sous-espèce est plus épais que celui d'*A. omalii scalaris* et qu'il porte des dents plus fortes et plus saillantes.

*Le problème des crénelures chez les populations de taille normale et chez les populations naines de la race angevine d'*A. omalii scalaris.

— Populations de taille normale : plusieurs hypothèses sont habituellement données pour expliquer la présence ou l'absence de crénelures sur le bord palléal. 1) On admet parfois que les crénelures sont visibles seulement chez les individus les plus grands, c'est-à-dire les adultes. 2) Pour Chavan (1952), tout au long de la vie, les bords apparaissent crénelés ou non, selon que les lignes de croissance interfèrent avec les bosses ou les creux des côtes radiaires. 3) Pour d'autres (Kauffman et Buddenhagen, 1969), ces différences seraient dues à des caractères sexuels secondaires ; en effet, chez une forme actuelle, *A. sulcata sulcata* (Da Costa), on constate que cette sous-espèce passe d'abord par un stade mâle. Les plus petits spécimens sont donc des individus mâles (espèce protandre) ; ils ne possèdent pas de crénelures, ont un test mince et une charnière faible. En revanche, les individus ayant atteint le stade femelle présentent des caractères opposés : ils ont une taille plus grande, des crénelures bien visibles, un test épais et, corrélativement, une charnière plus forte. On retrouve les mêmes caractéristiques chez *A. omalii scalaris* Desh. Malheureusement, les différences de taille au sein des populations normales ou

Source : MNHN, Paris

naines sont assez faibles dans les gisements angevins (Fig. 12). Mais il apparaît quand même que les plus grandes valves sont crénelées et les plus petites non crénelées, aussi bien chez les populations normales que chez les naines (Fig. 13). Une meilleure observation peut être faite sur les nombreux spécimens du Pigeon-Blanc (voir p. 39 et Fig. 14), car les deux catégories (mâles et femelles) y sont bien séparables grâce aux importantes variations de taille. Il en ressort aussi que les plus petites valves ne sont effectivement jamais crénelées.

— Populations naines : malgré la faible dimension des coquilles, leur taille varie suffisamment (3,5 mm < longueur < 9,3 mm) pour qu'on puisse séparer les individus jeunes des adultes (Fig. 12 et 13). Chez les plus petits, l'ornementation est assez lâche ; la charnière est complète mais les dents ne sont pas toutes bien formées. La pointe du crochet, relativement grosse et ronde, conserve encore un aspect embryonnaire, en regardant vers l'intérieur des valves ; et ce n'est que chez les plus grands, lesquels présentent généralement les caractéristiques du variant *undulata* Wood, que la pointe du crochet tend à s'orienter dans le plan de séparation des valves. Néanmoins, si les différences de taille correspondent d'abord à une différence d'âge, il semble qu'en plus l'on puisse distinguer deux catégories d'individus chez les adultes récoltés aux Pierres-Blanches, par exemple : les premiers, petits (L = 6,2 mm), plus nombreux, avec une charnière déjà bien formée, une ornementation régulière et un bord palléal lisse, pourraient correspondre aux individus mâles ; les seconds, plus grands et moins nombreux (L = 6,7 mm), à bord palléal crénelé, pourraient appartenir au stade femelle. En conclusion, malgré la très petite taille des individus nains, il est possible de séparer, comme chez les populations normales, les individus mâles des individus femelles qui sont plus grands.

2. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DE LA RACE NANTAISE

a) POPULATIONS DE TAILLE NORMALE.

Introduction :

Au premier examen, on constate que les *Astarte* des gisements de la Basse-Loire montrent, comme je l'ai observé pour l'Anjou, des convergences entre le groupe d'*A. omalii* et le groupe d'*A. fusca*. Mais la forme en « nucule » épousée par la race angevine d'*A. omalii scalaris* Desh., par *A. fusca incrassata* (Brocc.) ainsi que par *A. sulcata redonensis* Lauriat-Rage se rencontre seulement dans les gisements de l'intérieur du golfe redonien (Pl. I, fig. 4-6). La race nantaise d'*A. omalii scalaris* (Pl. I, fig. 3) s'éloigne du type angevin et se rapproche par sa forme et son ornementation de l'espèce méditerranéenne *A. fusca* (Pl. II, fig. 2 ; Pl. X, fig. 7 et 8), ce qui rend la détermination très difficile. Grâce à des variations morphologiques assez faibles, observées sur un grand échantillon, j'ai pu saisir des caractères constants conduisant finalement à retenir l'appartenance du plus grand nombre de spécimens au groupe nordique d'*A. omalii* Jonk. et non au groupe méditerranéen d'*A. fusca* (Poli). L'étude détaillée de toutes les populations d'*Astarte* des gisements de la Basse-Loire permet de rattacher la quasi-totalité des formes à *A. omalii scalaris* Desh. Comme en Anjou, j'ai constaté la présence de termes de passage morphologique à *A. omalii omalii*.

Marquant la transition entre les populations nantaises et les populations angevines, quelques spécimens de la race nantaise se rapprochent beaucoup par leur morphologie et leur ornementation de la race angevine. La découverte récente (Margerel, 1971) du gisement de la Bégassière près du Pigeon-Blanc confirme cette parenté (Pl. VIII, fig. 9 et 10). Par ailleurs, certaines variations phénotypiques de la race nantaise peuvent être d'un grand intérêt. Ainsi, la présence à la Gauvinière d'un petit spécimen très voisin, la taille exceptée, d'*A. omalii omalii* du Pliocène belge (morphotype à crochet recourbé vers l'intérieur des valves) est un argument supplémentaire pour la réunion des formes de la Basse-Loire au groupe nordique (Pl. VIII, fig. 7 ; Pl. II, fig. 3). Ces divers points seront examinés au cours de l'étude des variations de la race.

Source : MNHN, Paris

Description :

Si Thorigné peut être considéré comme la localité-type de la race angevine d'*A. omalii scalaris* Desh., il en est de même du gîte du Pigeon-Blanc pour la race nantaise de cette même sous-espèce. Dans chacun des cas, les spécimens sont abondamment représentés. Au Pigeon-Blanc, leur nombre très élevé, dépassant le millier, indique des conditions particulièrement favorables à leur multiplication (L = 15,5 mm).

La race nantaise d'*A. omalii scalaris* au Pigeon-Blanc (Pl. I, fig. 3 ; Pl. VII) est une coquille triangulaire arrondie, à peine inéquilatérale, à bord ventral régulièrement arqué, à crochet prosogyre non recourbé vers l'intérieur des valves, sauf chez quelques individus nettement convexes où la tendance au recourbement est seulement à peine marquée (Pl. VII, fig. 6). De même parmi les petites coquilles, toutes à bord palléal lisse, la pointe du crochet des plus jeunes d'entre elles peut être légèrement recourbée vers l'intérieur des valves, caractère juvénile normal (Pl. VII, fig. 2).

Il convient de séparer deux catégories d'individus en nombre inégal. Les plus grands, moins nombreux, ont un test épais avec une charnière forte ; la convexité des valves est assez grande et la plupart d'entre elles présentent des crénelures sur le bord palléal. Les plus petits, plus nombreux, montrent des caractères opposés : le test est comparativement plus mince, la convexité des valves plus faible, la charnière moins épaisse et le bord palléal n'est jamais crénelé. Comme il est indiqué p. 38, nous constatons que les stades les plus jeunes ne sont pas crénelés. Selon les observations faites sur des spécimens actuels d'*A. sulcata sulcata* (Da Costa), ces premiers stades correspondraient à des individus mâles. Au Pigeon-Blanc, chez *A. omalii scalaris* race nantaise, la présence de crénelures ne s'observe que sur les plus grandes coquilles, donc chez les individus les plus âgés ; on trouve plus rarement des valves non

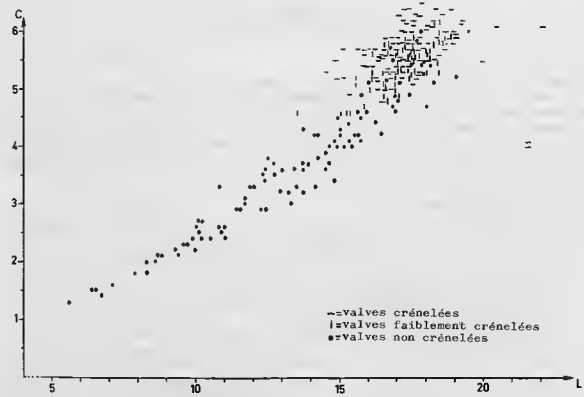


FIG. 14. — Comparaison de la taille des valves à bord palléal crénelé ou non crénelé chez *A. omalii scalaris*, race nantaise (sont figurées ici uniquement des valves gauches provenant du gisement du Pigeon-Blanc).

C = convexité, L = longueur (en mm).

Source : MNHN, Paris

crénelées ayant atteint une grande taille, mais elles sont toujours plus petites que les plus grandes valves crénelées (Fig. 14). Le gisement du Pigeon-Blanc n'a sans doute pas subi de tri mécanique important puisque tous les stades de croissance y sont présents. On peut donc avoir une image assez fidèle de la composition de la population initiale d'*A. omalii scalaris*, le nombre relatif des individus mâles et des individus femelles ayant vraisemblablement été conservé.

L'ornementation est régulière et complète et, de ce fait, ne varie guère d'un spécimen à l'autre. Parmi les diverses populations d'*A. omalii* du Redonien, la race nantaise est la seule à présenter une ornementation parfaitement circulaire (Fig. 4 G) et cela est en rapport avec une forme presque équilatérale et une convexité médiane aussi bien en hauteur qu'en longueur. Les cordons, à section arrondie dans la région umbonale, ornent la coquille et vont en s'atténuant depuis la mi-hauteur jusqu'au bord ventral, mais demeurent visibles, ne serait-ce que par la couleur, sans se réunir ni s'anastomoser. Sur les plus grandes valves, on compte une vingtaine de cordons. Les quatre ou cinq premiers sont assez serrés. Les suivants se desserrent rapidement et laissent des intervalles souvent plus larges qu'eux. L'étirement de la surface ne prend qu'exceptionnellement un aspect scalariforme (Pl. VII, fig. 14) comme cela s'observe si bien chez la race angevine, car la coquille atteint son maximum de convexité suivant un arrondi. Au-delà, les cordons s'aplanissent et s'élargissent jusqu'à réduire les intervalles qui sont alors simplement marqués par une ligne. Chez la race nantaise, le changement dans la largeur des cordons et de leurs intervalles à partir de la convexité maximale des valves, c'est-à-dire à mi-hauteur, est sûrement l'expression la plus atténuée de la forme bipartite parmi toutes les *A. omalii* du Redonien, comparativement aux spécimens de l'Anjou, de la Vendée, du Cotentin et a fortiori au morphotype anglais.

Le bord dorsal postérieur plus long que l'antérieur se raccorde au bord ventral suivant une courbe régulière, sans souligner de troncature anale, contrairement à toutes les autres populations redoniennes d'*A. omalii*. Les empreintes musculaires sont assez grandes et profondes ; la ligne palléale est éloignée du bord. La lunule est large, assez profondément creusée et limitée par une carène bien dessinée ; elle vient s'étaler sous la pointe du crochet jusqu'à la fosse ligamentaire en recouvrant partiellement les dents cardinales (Pl. VII, fig. 18-20). L'écusson est plus long que la lunule (Fig. 11) et limité en arrière par un angle nettement dessiné.

Bien que les charnières chez la race angevine et chez la race nantaise présentent à première vue des différences notables (Pl. I, fig. 3 et 4), celles-ci ne sont en fait qu'apparentes, compte tenu des variations de l'épaisseur du test, de la convexité des valves et de la forme de la coquille en général. Le plateau cardinal est très épais et non surplombant. Sa surface triangulaire et vaste comprend des structures bien développées : dents, fossettes, nymphe, fosse ligamentaire. La charnière chez la race nantaise (Fig. 2 A et 5 B1) est certainement la plus forte de tout le groupe *omalii* qui nous intéresse et rappelle à cet égard le morphotype belge d'*A. omalii omalii*.

Description de la charnière :

Valve droite. AI, légèrement arquée en raison de la courbure de la lunule, de largeur variable et séparée du bord lunulaire par une rainure jamais profonde mais parfois assez large.

3a, petite, pointue et souvent plus haute que le bord lunulaire, parfois parcourue par un sillon.

3b, très forte, cannelée sur ses faces antérieure et postérieure, parcourue par un sillon médian plus ou moins profond, trop large vers la pointe du crochet pour être réellement triédrique.

5b, assez faible, rarement forte, domine la nymphe qu'elle longe partiellement.

PIII, confondue avec le bord dorsal postérieur.

Valve gauche. AII, confondue avec le bord lunulaire et courbée comme celui-ci, souvent visible chez les petites formes à bord lisse.

2a, cannelée sur sa face postérieure, forte, pointue, plus haute que 4b et presque toujours plus forte que celle-ci.

4b, cannelée sur sa face antérieure, presque toujours parcourue par un sillon peu profond, plus longue que 2a, mais moins large et moins pointue.

PII, assez longue et épaisse, plus haute que le bord cardinal postérieur et séparée de celui-ci par une rainure peu profonde.

Source : MNHN, Paris

D'une valve à l'autre les dents sont inégalement devèloppées (Pl. VII, fig. 16-20). Je n'ai compté qu'une seule charnière inversée en dépit d'un matériel abondant. C'est un phènomène reconnu dans la famille et le genre mais très peu fréquent au Redonien.

En conclusion, les caractéristiques de la race nantaise d'*A. omalii scalaris* ont été définies grâce à la population très riche et trés homogène du Pigeon-Blanc. Deux autres localités de la région de Nantes ont fourni quelques valves d'*A. omalii scalaris* : la Dixmérie connue depuis longtemps et, plus récemment, la Bodière (récolte J. P. Margerel). Trés peu nombreux, ces spécimens ne présentent pas de caractéres particuliers. Ils appartiennent donc à la race nantaise typique.

Variations : Au Pigeon-Blanc, rares sont les individus qui s'écartent de la population que je viens de décrire. Cependant, quelques valves présentent des caractéres intermédiaires entre *A. omalii scalaris* race nantaise et *A. omalii omalii*, permettant de les considérer comme des termes de passage au morphotype anglais. Ces spécimens, qui ne sont pas autant isolés des influences océaniques que ceux de l'Anjou, montrent, mieux encore que ces derniers, de grandes ressemblances avec *A. omalii omalii* des gisements du Cotentin, également mieux exposés à ces mêmes influences.

Les gisements de la région de Montaigu (le Girondor et la Gauvinière) (Pl. VIII, fig. 1-8) et de St-Aignan-Grand-Lieu (Pierre-Aiguë) (Pl. VIII, fig. 11-13) sont relativement pauvres en *Astarte*, mais ceux-ci sont plus diversifiés et présentent principalement des stades de passage morphologique à *A. omalii omalii*. Ces gisements sont au Pigeon-Blanc ce que Sceaux est à Thorigné : variations paralléles ainsi que convergences dans les gisements plus franchement soumis aux influences océaniques et dans ceux situés à l'intérieur du golfe redonien (Lauriat *in* Bassompierre *et al.*, 1972, p. 38). En effet, excepté quelques spécimens facilement attribuables à la forme typique, tous les autres laissent apparaître des caractéres rappelant *A. omalii omalii*, différemment d'ailleurs suivant qu'il s'agit de l'un ou l'autre de ces gisements (voir p. 33 et 34).

— Au Girondor, les valves petites et sans crènelure, à charnière faible, montrent souvent une hauteur assez faible, avec des cordons étroits et aigus à leur sommet. Bien que dans l'ensemble moins elliptiques qu'*A. omalii omalii* de Gourbesville, ces formes s'en rapprochent beaucoup mais sont toujours de petite taille. Parfois aussi les cordons s'arrondissent et la hauteur de la coquille augmente, de telle sorte que la parenté avec la forme typique du Pigeon-Blanc reste malgré tout visible.

— À la Gauvinière, je ferai les mêmes remarques pour les petites coquilles. Mais coexistent d'autres spécimens (Pl. VIII, fig. 4 et 5), mal conservés, en général plus grands que la race nantaise typique. Ceux-ci se rapprochent de la sous-espéce nordique, à la fois par la taille et par l'aspect de la charnière (plateau cardinal à bord inférieur sinueux) et de la lunule (assez fortement excavée). Il est important de noter dans ce gisement la présence d'un spécimen (Pl. VIII, fig. 7) possédant en miniature les caractéristiques du morphotype belge d'*A. omalii omalii*. Une telle forme ne nous intéresse qu'à titre exceptionnel, puisque parmi les populations redoniennes d'*A. omalii* nous possédons une seule valve se rapportant à cette variation ; mais elle mérite néanmoins d'être décrite. Ce spécimen appartient à la collection Cailliaud (Muséum de Nantes) et figure parmi un petit lot d'*A. omalii scalaris* de race nantaise récolté au Pré Buanchaud (la Gauvinière). Il diffère de ces derniers par son crochet non seulement fortement dirigé vers l'avant, mais aussi vers l'intérieur des valves, délimitant une lunule profonde et courte. Cette valve se rapproche des spécimens belges par sa forme inéquilatérale transverse, son bord dorsal postérieur nettement plus long que l'antérieur, une troncature anale bien visible et un bord ventral faiblement arqué, ainsi que par l'aspect de sa charnière. En effet, la forte courbure du crochet augmente le creusement de la lunule et repousse vers le bas la dent 2a, donnant au bord inférieur du plateau cardinal un aspect incliné. Il existe dans la collection Cailliaud, également en provenance du Pré Buanchaud, un spécimen (Pl. VIII, fig. 6) montrant des caractéres intermédiaires entre la forme précédemment décrite et la race nantaise typique. Le crochet est encore légérement recourbé vers l'intérieur des valves et la lunule assez profonde, mais les cordons sont moins saillants et moins serrés ; le bord palléal est régulièrement arqué, car la troncature anale, allant de pair avec une tendance à la forme carénée, a disparu. En conclusion, à la Gauvinière, comme dans les gisements du Coralline Crag, l'ensemble des valves se rattachent au morphotype anglais à crochet aplati (*bipartita*). De même, la variation extrême à crochet recourbé vers l'intérieur des valves (morphotype belge d'*A. omalii*) y est

Source : MNHN, Paris

représentée. Ainsi, un même gisement peut renfermer les deux morphotypes : cet exemple au Redonien montre un parallélisme avec les gisements anglais plutôt qu'avec ceux de Belgique (voir p. 15).

— Parmi l'intéressant matériel redonien récemment communiqué par J. M. Viaud, le gisement de Pierre-Aiguë près St-Aignan-Grand-Lieu nous livre une trentaine de valves d'*A. omalii scalaris*, assez bien conservées, qui présentent les mêmes variations que les plus grands spécimens de la Gauvinière. La population de Pierre-Aiguë est aussi très proche de l'un des variants d'*A. omalii omalii* de Gourbesville, par la taille (L = 16,7 mm), l'ornementation partielle liée à la forte convexité, la forme arquée du bord dorsal postérieur, le creusement de la lunule, ainsi que par l'aspect du crochet et de la charnière (Pl. VIII, fig. 13). Notons par ailleurs que la hauteur est extrêmement variable et certains spécimens rappellent la race angevine par ce caractère.

— Les spécimens de la Bégassière (Pl. VIII, fig. 9 et 10), que je rattache aisément à la race nantaise, présentent des caractères atténués permettant de les placer comme intermédiaires morphologiques entre cette race et la race angevine. Ces valves sont comparativement moins hautes que celles du Pigeon-Blanc ; la hauteur relative du plateau cardinal est plus petite avec une charnière moins forte et un crochet moins prosogyre ; la lunule est moins excavée. L'ornementation légèrement scalariforme donne à la coquille une tendance à la forme bipartite, caractère exceptionnel chez la race nantaise. Même dans ce petit lot d'une dizaine de valves on peut voir nettement la parenté des populations : citons un spécimen pour sa plus grande ressemblance avec la race angevine d'*A. omalii scalaris* et un second, partiellement lisse, dont l'ornementation de la région umbonale est comparable à celle d'*A. omalii omalii* du domaine nordique.

Rapports et différences :

L'attribution de la riche population du Pigeon-Blanc à *A. omalii scalaris* est d'une appréciation difficile, car les différences morphologiques entre le groupe d'*A. omalii* et le groupe d'*A. fusca* sont encore plus atténuées dans les gisements redoniens proches de l'océan que dans ceux du golfe. Si l'on tient compte du rôle du milieu, il n'est pas surprenant de voir des convergences qui s'exercent d'une certaine façon vis-à-vis d'espèces différentes mais très voisines (*A. omalii scalaris* et *A. fusca incrassata*) placées au fond du golfe redonien et, d'une autre façon, sur les mêmes formes lorsqu'elles appartiennent à des gisements situés plus près de l'océan. Ayant vécu dans un milieu écologique différent (plus ouvert et plus froid), ces dernières subissent plus franchement les influences de la mer et sont moins déformées. Ajoutons que quelques spécimens assez elliptiques, à ornementation régulière (provenant du Girondor), présentent de grandes ressemblances avec *A. sulcata* (Da Costa).

Les affinités des races nantaise et angevine d'*A. omalii scalaris*, ainsi que les relations avec *A. omalii omalii*, ont été précédemment mises en évidence lors de la description des spécimens de la Bégassière et de Pierre-Aiguë. Les races nantaise et vendéenne d'*A. omalii scalaris* se caractérisent par une taille voisine ainsi qu'une forte épaisseur du test et corrélativement de la charnière. L'ornementation partielle de certains spécimens du Pigeon-Blanc, du Girondor, de la Gauvinière et de Pierre-Aiguë rapproche ces derniers de la race de Palluau, laquelle montre de grandes convergences avec *A. fusca s.l.*

La race nantaise d'*A. omalii scalaris* diffère de la race angevine et de la race vendéenne par sa forme triangulaire, sa troncature anale peu visible, son ornementation complète faite de cordons bien circulaires, à section arrondie et disposés sur une surface régulièrement bombée (tabl. II). C'est la forme triangulaire, la faible troncature anale et l'ornementation circulaire à cordons arrondis qui rapprochent cette race nantaise d'*A. fusca s.l.*

Mais les trois races d'*A. omalii scalaris* ont en propre quelques points bien précis qui les distinguent d'*A. solidula*, d'*A. fusca incrassata* et d'*A. sulcata redonensis* : une convexité des valves atteinte à mi-hauteur, un crochet dont la pointe est orientée dans le plan de séparation des valves, une même orientation de départ de l'ornementation, des intervalles plus larges que les cordons, un plateau cardinal étalé en longueur avec des dents espacées (tabl. III).

En dehors du domaine étudié, la race nantaise d'*A. omalii scalaris* se rapproche d'*A. omalii* Jonk. *in* Heering (1950 a) du Plio-Pléistocène hollandais, plus par son ornementation que par sa forme.

Source : MNHN, Paris

En effet, chez les individus nordiques à crochet aplati, les premiers cordons, souvent arrondis à leur sommet, demeurent étroits et conservent toujours des intervalles au moins aussi larges qu'eux. Dans les deux cas les intervalles relativement larges sont l'expression très atténuée d'un étirement de la surface umbonale, conduisant à un maximum de convexité au milieu de la coquille, et qui ne se produit jamais dans le groupe d'*A. fusca* où, au contraire, l'accroissement de la convexité se fait dans le premier tiers de la hauteur totale et a pour conséquence un resserrement de l'ornementation dans cette zone. C'est justement l'ornementation umbonale desserrée (même faiblement) qui éloigne la race nantaise d'*A. fusca* (Poli) *in* Hinsch (1952), qui pourtant s'en rapproche à d'autres égards : forme de la coquille, épaisseur de la charnière. Les mêmes remarques seront faites à propos d'*A. fusca* (Poli) *in* Sacco (1899), à la limite encore plus voisine de la race nantaise.

b) POPULATIONS NAINES :

Les petits spécimens, dont la longueur ne dépasse pas 7,5 mm, que l'on peut rapporter à des individus nains sont extrêmement rares (Pl. IX, fig 12 et 13). On connaît seulement trois valves, deux récoltées par J. M. Viaud à Pierre-Aiguë et une troisième provenant de la Gauvinière (Muséum de Nantes), pourvues chacune de crénelures (caractère adulte) et en tous points semblables au variant elliptique nain d'*A. omalii scalaris* de l'Anjou (les Pierres-Blanches). On peut remarquer que les formes naines échappent aux nombreuses variations morphologiques des populations de taille normale. Il est vrai aussi que leur très petite taille limite considérablement les possibilités de variations.

3. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DE LA RACE DE PALLUAU

Les races angevine et nantaise ont pour trait d'union une troisième race qui provient principalement de Palluau en Vendée et qui les relie au groupe d'*A. omalii*. La race de Palluau ne renferme pas de spécimens nains. La longueur moyenne des spécimens est de 19,7 mm.

La population de Palluau en Vendée (récolte M. Ters) est représentée par une dizaine de valves entières et par un plus grand nombre de coquilles brisées comportant des charnières complètes. Sur les valves entières, on peut relever des caractères morphologiques intermédiaires avec les autres races ligériennes d'*A. omalii scalaris*, ainsi qu'avec la sous-espèce du Cotentin *A. omalii omalii*.

Description :

La race de Palluau (Pl. IX, fig. 1-3) se rapporte à des coquilles de forme subtriangulaire, à test épais, à faible convexité, à lunule plus ou moins excavée, à bord ventral lisse ou crénelé régulièrement arqué, mais plus développé dans la région anale ; la pointe du crochet ne regarde pas vers l'intérieur des valves, mais s'oriente dans leur plan de séparation (Fig. 5 B4) ; la région umbonale est ornée d'une dizaine de cordons concentriques (environ jusqu'au tiers de la hauteur totale), légèrement oblique en arrière, étroits et aigus à leur sommet, et séparés par des intervalles plus larges qu'eux (Fig. 4 F). La disposition sensiblement scalariforme des cordons, à laquelle fait suite une surface pratiquement lisse, est un rappel de la forme bipartite qui caractérise le morphotype anglais d'*A. omalii omalii*.

Le bord dorsal postérieur plus long que l'antérieur se raccorde au bord ventral suivant un angle d'autant plus marqué que la coquille est plus fortement inéquilatérale (Pl. IX, fig. 1). Les empreintes musculaires sont assez peu profondes en dépit de l'épaisseur du test ; la ligne palléale est éloignée du bord. La lunule n'est pas large, assez peu creusée et limitée par une carène bien dessinée ; elle pénètre un peu sous la pointe du crochet. L'écusson est plus long que la lunule et limité par un angle nettement dessiné.

Description de la charnière : la charnière de la race de Palluau est très voisine de celle de la race nantaise en raison de la forte épaisseur de son test ; mais l'aspect moins proéminent des dents chez la première est en rapport avec la faible convexité d'ensemble de la coquille. Le plateau cardinal, épais et non surplombant, est bien étiré en longueur et porte des dents espacées et assez fortes (Fig. 5 B).

Source : MNHN, Paris

Valve droite. AI, presque rectiligne en rapport avec une lunule très peu excavée.

3a, très peu élevée, confondue avec le bord lunulaire, présente souvent une petite crête dominant la fossette de la dent 2a.

3b, forte, irrégulièrement cannelée sur ses faces antérieure et postérieure, moins élevée que chez la race nantaise.

5b, toujours faible.

PIII, confondue avec le bord dorsal postérieur.

Valve gauche. AII, plus épaisse que chez la race nantaise et confondue avec le bord lunulaire lui-même plus épais.

2a, assez forte et proéminente, cannelée sur sa face postérieure, séparée de 4b par une large fossette triangulaire comme on le voit chez la race angevine.

4b, peu proéminente, oblique et allongée, cannelée sur sa face antérieure.

PII, longue et épaisse, souvent plus élevée que le bord dorsal postérieur dont elle est séparée par une rainure assez large.

Variations : les spécimens de Palluau sont trop peu nombreux pour faire une étude détaillée des variations de la race. Néanmoins, il apparaît d'emblée que la principale variation porte sur le rapport hauteur/longueur des valves. Chez certains spécimens, ce rapport correspond à celui de la race angevine ; chez d'autres, ce rapport est celui de la race nantaise. Chez quelques termes extrêmes, lorsque ces deux dimensions sont voisines, la coquille presque équilatérale présente une ornementation bien circulaire et un bord palléal arrondi (Pl. IX, fig. 2). Chez les coquilles les plus longues, les cordons concentriques sont légèrement obliques en arrière et le bord palléal est marqué par une faible troncature anale ; c'est le cas de la majorité des spécimens (Pl. IX, fig. 1). Récemment (Lauriat-Rage et Rage, 1980), il a été trouvé dans le gisement redonien de la Morelière (île d'Oléron), où les fossiles sont généralement très mal conservés, une valve entière d'*A. omalii scalaris* (Pl. IX, fig. 3). C'est un exemplaire de grande taille de la race de Palluau,

Rapports et différences :

Les spécimens caractérisés par une longueur et une hauteur sensiblement égales avec une ornementation bien concentrique sont assez voisins de la race nantaise, mais s'en éloignent par leur ornementation toujours partielle ainsi que par la faible convexité d'ensemble de la coquille (Fig. 7). Les valves les plus longues, à lunule faiblement excavée et sur lesquelles on peut observer une légère troncature anale, sont à rapprocher de la race angevine, mais en diffèrent par une plus grande taille, une plus forte épaisseur du test et de la charnière et par l'arrêt subit de l'ornementation.

À propos de l'étude du gisement de Palluau (Lauriat *in Ters et al.*, 1970), j'avais primitivement assimilé cette population à *A. fusca*, sans autre précision. Bénéficiant aujourd'hui d'une vue d'ensemble sur toutes les Astartidae du Bassin de la Loire, je pense que les coquilles de Palluau font partie du groupe d'*A. omalii* et cela malgré d'importantes convergences de caractères avec *A. fusca* (Poli) du Pliocène portugais (*in* Dollfus et B. Cotter, 1909) et un variant très localisé du Miocène d'Aquitaine, *A. fusca sallomacensis* Cossmann et Peyrot 1913 (Pl. X, fig. 9), proche d'*A. fusca incrassata*.

Les coquilles les plus longues, partiellement lisses, me conduisent à placer la race de Palluau (Palluau et Oléron) près des spécimens gedgraviens d'*A. nitida* Sow. (*in* Sowerby, 1829) = *A. basteroti* Jonk., cette dernière étant très voisine d'*A. omalii omalii*. Il n'est pas surprenant de rencontrer à Palluau, et a fortiori à Oléron, bien exposés aux influences océaniques, des points communs avec le Redonien du Cotentin et le Pliocène nordique (Pl. II, fig. 5 et 6 ; Fig. 10 ; Lauriat 1974, fig. 1).

Source : MNHN, Paris

Astarte (Astarte) solidula Deshayes, 1830

Pl. 1, fig. 7 ; Pl. X, fig. 1-6 ; Pl. XVI, fig. 6.

Synonymie :

1830 — Astarté solidule. *Astarte solidula* Nob. : Deshayes, p. 79.
1835 — Crassine solidule. *Crassina solidula* Desh. : Deshayes *in* Lamarck, p. 260.
1837 — *Astarte scalaris* Desh. (*Crassina*) : Dujardin, p. 260, pl. XVIII, fig. 5 a-c.
1847 — *Astarte solidula* Deshayes : Michelotti, p. 118.
1866 — *Astarte rustica* Millet : Millet, p. 26 (*pro parte*).
1881 — *Astarte scalaris* Deshayes *in* Dujardin : Bardin, p. 26.
1881 — *Astarte solidula* Deshayes *in* Lamarck : Bardin, p. 27.
1886 — *Astarte scalaris* Desh. sp. (*Cassina*) (sic) : Dollfus et Dautzenberg, p. 94.
1886 — *Astarte solidula* Des. sp. (*Cassina*) (sic) : Dollfus et Dautzenberg, p. 94.
1886 — *Astarte striatula* Desh. sp. (*Cassina*) (sic) : Dollfus et Dautzenberg, p. 94 (*pro parte* ?).
1899 — *Astarte dertofusca* Sacc. : Sacco, p. 25, pl. VI, fig. 27.
1899 — *A.* cf. *solidula* var. *tauroscalarata* Sacc. (an species distinguenda) : Sacco, p. 25, pl. VI, fig. 28-32.
1899 — *A.* cf. *solidula* var. *taurolaevis* Sacc. : Sacco, p. 26, pl. VI, fig. 33.
1899 — *A.* cf. *solidula* var. *perscalarata* Sacc. : Sacco, p. 26, pl. VI, fig. 34.
1899 — *A.* cf. *solidula* var. *radiatella* Sacc. (an species distinguenda) : Sacco, p. 26, pl. VI, fig. 35-37.
1901 — *Astarte scalaris* Deshayes (*Crassina*) : Dollfus et Dautzenberg, p. 255.
1905 — *Astarte scalaris* (Desh.) : Couffon, p. 181 et tabl. (*pro parte*).
1907 — *Astarte (Cassina)* (sic) *scalaris* Deshayes : Dollfus, p. 309 (*pro parte*).
1907 — *Astarte solidula* Desh. : Couffon, p. 161.
1909 — *Astarte solidula* Deshayes, sp. (*Crassina*) : Dollfus et Dautzenberg, p. 278, pl. XIX, fig. 13, 18, 25, 26, 29-32.
1920 — *Astarte solidula* Deshayes : Couffon, p. 9.
1921 b — *Astarte solidula* Deshayes : Kerforne, p. 50.
1952 — *Astarte solidula* Deshayes sp. (*Crassina*) : Lecointre, p. 67
1970 — *Astarte solidula* Deshayes : Glibert et Van de Poel, p. 78 (*pro parte*).
1981 — *Astarte (Astarte) solidula* Deshayes, 1830 : Lauriat-Rage, p. 76.

Gisements :

A. solidula est une espèce relique au Redonien, alors qu'elle abondait dans nombre de gisements au Miocène de Touraine et qu'elle a aussi été reconnue en Italie à cette époque. Au Pliocène sa présence se restreint en Anjou, dans le Maine et la région de Rennes. En effet, le fond du golfe ligérien paraît mieux placé sur le plan paléogéographique que la Basse-Loire, l'île d'Oléron et le Cotentin pour avoir conservé certaines des conditions qui ont pu régner à l'époque des faluns helvétiens.

Anjou et Maine — Beaulieu (Mayenne) : rares spécimens de taille normale ; St-Michel (M.-et-L.) : rares spécimens de taille normale ; Thorigné (M.-et-L.) : rares spécimens de taille normale, un spécimen nain ; St-Clément (M.-et-L.) : assez nombreux spécimens de taille normale, assez nombreux spécimens nains.

Bretagne — Apignè (Moignè, L.-et-V.) : rares spécimens de taille normale.

Diagnose :

Diagnose originale. « A. testa orbiculato-trigona, crassa, solida, cordato-gibbosa ; umbonibus acutis, recurvis ; multisulcatis ; tribus quatuorve sulcis latissimis, depressis, valvis obtegentibus ». (Deshayes, 1830, p. 79).

Source : MNHN, Paris

Introduction :

Je ne reviendrai pas sur la place de cette espèce dans le sous-genre *Astarte*, le sujet ayant été longuement développé au cours de l'historique d'*A. omalii scalaris* Desh. (voir p. 28). *A. solidula* Desh., citée et figurée dans le Miocène du Piémont, est, nous l'avons vu, déjà connue dans la vallée de la Loire à l'Helvétien (Touraine, Anjou). Moins polymorphe qu'au Miocène, elle présente néanmoins au Redonien des variations phénotypiques importantes. Son extension géographique à cette époque est limitée puisqu'on ne la trouve qu'à l'intérieur du golfe ligérien (Anjou surtout, Beaulieu et région de Rennes). Je me réfère à la diagnose que Deshayes a donnée en 1830 pour des spécimens de l'Helvétien qu'il n'a pas figurés. Dollfus et Dautzenberg (1909) furent les premiers à figurer cette espèce qui paraît correspondre à la description originale et à l'ensemble de la population redonienne, malgré quelques variations intraspécifiques liées à la différence d'âge. *A. solidula* pourrait présenter des relations phylétiques avec *A. fusca* (Poli) (voir p. 47 et 55).

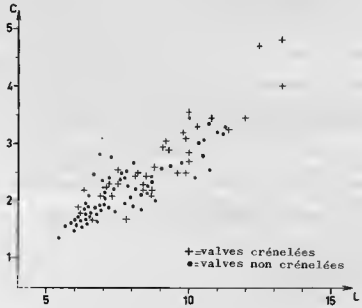


FIG. 15. — Comparaison de la taille des valves à bord palléal crénelé ou non crénelé chez *A. solidula* (Saint-Clément). C = convexité, L = longueur (en mm).

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

a) POPULATIONS DE TAILLE NORMALE.

Description :

Présentes presque exclusivement à St-Clément (Fig. 15), ces coquilles de taille variable (L = 8 à 13 mm), à test généralement épais (Pl. X, fig. 4), ont un contour suborbiculaire à subtriangulaire et une convexité plus ou moins forte, atteinte le plus souvent dès le premier tiers de la hauteur totale. Le crochet, faiblement prosogyre, est assez épais et peu proéminent avec une pointe très réduite. Les bords dorsaux antérieur et postérieur de même longueur se raccordent au bord palléal presque toujours lisse suivant un vaste arrondi, plus développé dans la région postérieure où l'on devine seulement la troncature anale. La lunule, lisse, peu excavée, de largeur variable en rapport avec la convexité des valves, est

Source : MNHN, Paris

délimitée par une carène assez bien dessinée. L'écusson également lisse et délimité de la même manière est épais. Les empreintes musculaires sont peu profondes et la ligne palléale est éloignée du bord ventral, rarement crénelée. L'ornementation partielle ou totale, selon que les valves sont convexes ou aplaties, comprend des cordons circulaires, arrondis au sommet, parfois groupés par deux ou par trois chez les formes les plus convexes, et séparés par des intervalles moins larges qu'eux. Lorsque les valves sont presque équilatérales, les cordons demeurent parfaitement concentriques et la troncature anale est très effacée.

Description de la charnière : la charnière, ramassée, porte des dents peu proéminentes.

Valve droite. AI, en principe visible, séparée du bord dorsal antérieur par une rainure peu profonde, à peine visible chez les plus petites formes.

3a, confondue avec le bord lunulaire, parfois un peu plus haute que celui-ci.

3b, forte, triédrique, non bifide, en position médiane sur le plateau cardinal de forme triangulaire.

De part et d'autre de cette dent se trouvent les fossettes de 2a et 4b, peu profondes, assez grandes et de même taille.

5b, petite, soudée à la nymphe, souvent à peine visible.

PIII, confondue avec le bord dorsal postérieur.

Valve gauche. AII, confondue avec le bord lunulaire.

2a, de taille moyenne, allongée ou pointue, plus ou moins oblique, séparée de 4b par une fossette triangulaire.

4b, de taille moyenne, plutôt allongée, toujours oblique.

PII, presque toujours visible, parfois épaisse, séparée du bord dorsal postérieur par une rainure plus ou moins marquée.

Variations : C'est à St-Clément qu'*A. solidula* est la mieux représentée à la fois par le nombre et la diversité morphologique ($\bar{L}$ = 9,4 mm). En dépit de l'aspect souvent usé des coquilles, on distingue deux catégories d'individus : certains sont aplatis et entièrement costulés, tandis que d'autres, fortement convexes, n'ont qu'une ornementation partielle et montrent des ressemblances avec *A. fusca incrassata* (Brocchi). Il existe aussi des formes de passage entre les deux catégories.

1) Les spécimens aplatis et costulés n'excèdent pas 11 mm de long ; leur contour suborbiculaire est en partie dû à l'effacement du crochet qui s'inscrit dans un angle obtus formé par les bords dorsaux de même longueur. Le plateau cardinal est réduit et porte des dents peu saillantes. L'ornementation, toujours complète et régulière, peut être lâche ou serrée.

2) Les spécimens convexes et partiellement costulés atteignent une plus grande taille ($\bar{L}$ = 13 mm) et leur test est épais. Le crochet gros et recourbé au sommet, ainsi que le maximum de convexité des valves atteint dès le premier tiers de la hauteur, donnent à la coquille un aspect cordiforme. Sur la valve droite, la dent 3b est assez saillante. Seule la région umbonale possède une ornementation ; le reste de la surface est pratiquement lisse ou formé de cordons fusionnés de façon plus ou moins visible.

Affinités :

Quand *A. solidula* revêt une forme subtriangulaire, elle peut être confondue avec *A. omalii scalaris* (voir p. 29). Les différences habituellement reconnues, portant sur l'épaisseur du test, la longueur du bord dorsal postérieur, la troncature anale et les caractéristiques de la région umbonale, deviennent parfois très faibles. Néanmoins, *A solidula* présente le plus souvent une ornementation irrégulière avec des cordons arrondis et rapprochés, disposés sur une surface régulière bombée, dont le maximum de convexité est atteint au tiers de la hauteur de la coquille, alors que *A. omalii scalaris* possède des cordons aigus et étroits, avec des intervalles toujours plus larges, l'ensemble disposé sur une surface étirée, dont la convexité maximale est atteinte à mi-hauteur (Pl. I, fig. 4 et 7).

Le tableau III, mettant en évidence les principaux caractères différentiels des quatre espèce et sous-espèces du sous-genre *Astarte* présentes au Redonien, fait apparaître des points de ressemblances entre *A. solidula* et *A. fusca incrassata*. Notons principalement un test épais, une convexité maximale de la coquille atteinte au tiers de la hauteur totale, une troncature anale peu marquée, un plateau cardi-

Source : MNHN, Paris

nal épais et ramassé et une ornementation irrégulièrement constituée par des cordons à section arrondie. Ces points communs s'expliquent d'autant mieux si l'on admet un lien de parenté, même éloigné, entre *A. solidula* et *A. fusca incrassata* (voir p. 55), comme semble le prouver l'existence des formes intermédiaires (Pl. X, fig. 5). La région umbonale moins bien formée chez *A. solidula* (plateau cardinal mal délimité en arrière, dents souvent réduites, crochet gros et pointe presque inexistante) tient au fait que cette espèce revêt en Anjou un aspect cordiforme. Sur le plan stratigraphique, *A. solidula* est surtout miocène (Touraine, Italie) et se prolonge au Redonien en passant par des stades intermédiaires : *A. incrassata* (Brocchi) var. *dehayesi* Degrange-Touzin, du Miocène d'Aquitaine, *in* Cossmann et Peyrot, 1913. En revanche, *A. fusca incrassata*, de même que *A. omalii scalaris* et *A. sulcata redonensis*, est caractéristique du Redonien, la première ayant parfois des témoins plus anciens dans la région : *A. incrassata* du Miocène de Doué-la-Fontaine (M.-et-L.), Freneix *in* Brébion, 1955 ; de plus, A. W. Jansen m'a communiqué quelques petites valves provenant du Miocène de Mirebeau (Vienne) que je rapporte à des individus jeunes d'*A. fusca incrassata.*

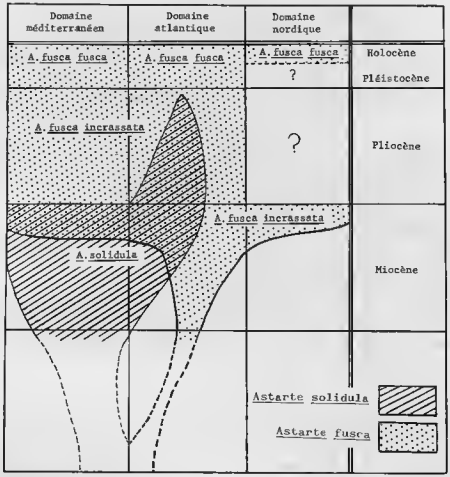


FIG. 16. — Relations phylétiques et répartitions stratigraphique et géographique de *Astarte solidula* et *Astarte fusca.*

Nous venons de voir qu'il existe des termes de passage morphologique entre *A. solidula* et *A. fusca incrassata*. Ceci permet d'envisager l'existence de relations entre ces deux espèces (Fig. 16). D'ailleurs Malatesta (1963) a proposé *A. solidula* comme ancêtre d'*A. fusca*. Cette hypothèse est logique si on ne tient compte que des documents italiens. *A. solidula* est connue au Miocène, *A. fusca incrassata*

Source : MNHN, Paris

au Pliocène et au Pléistocène et *A. fusca fusca* à l'Holocène. Ainsi que le suggère Malatesta, j'admets qu'il existe effectivement des relations phylétiques entre ces deux espèces. Mais *A. fusca incrassata* ne peut être le descendant direct d'*A. solidula*, comme le montrent les données stratigraphiques du Néogène atlantique où *A. solidula* et *A. fusca incrassata* sont présentes simultanément dans le Miocène (Touraine et Anjou) et où *A. fusca incrassata* est déjà connue au Miocène en Aquitaine. Il n'y a donc pas d'évolution linéaire entre ces deux espèces, mais des affinités étroites entre elles sont très probables. C'est pourquoi ces deux espèces doivent dériver d'un ancêtre commun. Mais alors que *A. solidula* est répandue dans le Miocène (Atlantique et Méditerranée) et rare au Redonien, inversement *A. fusca incrassata* apparaît timidement au Miocène (Douê-la-Fontaine, M.-et-L. ; Mirebeau, Vienne ; Clermont, Landes) atteint le domaine nordique (Allemagne) au Miocène supérieur et est abondante dans le Pliocène (golfe redonien, Portugal, Italie, Afrique du Nord).

Tandis qu'*A. fusca incrassata* est en pleine expansion au Redonien, l'unique population importante d'*A. solidula* connue au Redonien (St-Clément) ne semble plus avoir de potentialité évolutive comme les populations du Miocène qui présentent de nombreux variants. *A. fusca incrassata* est devenue largement prédominante au Pliocène, *A. solidula* étant progressivement éliminée. Dans le Redonien, *A. solidula* apparaît comme une relique héritée du Miocène, sa survivance dans certaines localités ayant sans doute été favorisée par la situation de ces gisements au fond du golfe redonien, là où les conditions de milieu qui pouvaient régner au Miocène ont été mieux conservées que dans les gisements plus exposés aux influences océaniques. La large répartition d'*A. fusca incrassata* au Pliocène préfigure l'extension de la sous-espèce moderne *A. fusca fusca.*

En conclusion, *A. solidula*, connue simultanément au Miocène en Atlantique et en Méditerranée, et qui a ses origines dans l'un ou l'autre de ces domaines, se prolonge au Redonien, exclusivement dans les régions les moins exposées aux influences océaniques, c'est-à-dire en Anjou. Le refroidissement progressif de l'Atlantique au début du Pliocène n'est pas favorable au développement de cette espèce qui devient géographiquement limitée et s'éteint après le Redonien.

b) POPULATION NAINE :

Description :

À St-Clément, donc dans le même gisement que précédemment, les valves comprises entre 6 et 8 mm de longueur peuvent être vraisemblablement rapportées à des individus nains, certaines d'entre elles étant crénelées (Fig. 15). Comparée à d'autres populations naines chez *A. omalii scalaris* (Pl. IX, fig. 4-7) et *A. sulcata redonensis* (Pl. XI, fig. 22 et 23), la coquille (malheureusement toujours usée) est très épaisse et convexe, à contour suborbiculaire dû au raccourcissement du bord dorsal postérieur et à l'arrondissement très marqué du bord palléal. Dans la zone anale, on devine, mieux que chez les populations adultes, une faible troncature correspondant sur le dos de la coquille à une région plus bombée et n'ayant pour ainsi dire pas d'incidence sur la concentricité des cordons qui sont très rarement obliques en arrière. Le crochet est émoussé et non recourbé vers l'intérieur des valves. La lunule et l'écusson présentent les mêmes caractéristiques que chez les individus de taille normale.

La surface externe est recouverte de dix à quinze cordons concentriques, arrondis et peu saillants, de même largeur, moins réguliers vers le bord palléal, séparés par des intervalles plus étroits qu'eux. Ces cordons sont rarement fusionnés, contrairement à ceux des spécimens de taille normale. Le bord palléal est presque toujours lisse. Le plateau cardinal est d'autant plus épais que les individus sont convexes et orbiculaires. La charnière, dans l'ensemble bien formée, montre qu'il pourrait s'agir d'une population adulte. Néanmoins, les dents sont trop usées pour les décrire de façon détaillée.

Comme chez toutes les petites formes dont les caractères morphologiques sont atténués en raison de leur taille, il est parfois difficile de dire si l'on a affaire à des individus jeunes ou à des nains. Comme chez *A. omalii scalaris*, un examen minutieux montre que les formes juvéniles ont un bord palléal plus développé et une ornementation plus lâche ; ce dernier caractère est moins visible chez *A. soli-*

Source : MNHN, Paris

dula. L'absence de crénelures sur le bord palléal chez les plus petits spécimens d'*A. solidula* (Fig. 15) ne constitue pas un argument tendant à démontrer qu'il s'agit de jeunes, car les grands spécimens sont souvent non crénelés, et cela, même chez les formes les plus convexes et épaisses (Pl. X, fig. 4 et 5). Dans le cas de cette espèce, les crénelures ne seraient pas un caractère sexuel dominant, à moins que le stade femelle (valves crénelées) soit, par hasard, très peu représenté chez cette espèce à St-Clément.

Alors qu'il paraît normal de penser que certaines populations ont gardé une très petite taille à cause des conditons de milieu défavorables, il ne semble pas que cela soit toujours vrai puisque les deux types de populations (normale et naine) peuvent être récoltés simultanément (voir aussi *A. omalii scalaris* à Sceaux, p. 26).

Rapports et différences :

Les modifications morphologiques qui résultent de cette petite taille conduisent à une certaine ressemblance entre les populations naines d'*A. solidula* (Pl. X, fig. 6), d'*A. omalii scalaris* (Pl. IX, fig. 4-13) et d'*A. sulcata redonensis* (Pl. XI, fig. 22 et 23), car chacune d'elles renferme des formes peu convexes qui sont très voisines. Cependant, *A. solidula* se caractérise par une plus forte épaisseur du test et des bords dorsaux de longueur sensiblement égale. Comparativement, *A. omalii scalaris* est moins convexe et *A. sulcata redonensis* plus pincée antérieurement. Par ailleurs, les dents cardinales de la valve gauche d'*A. solidula* sont moins divergentes et plus déportées vers l'avant que chez *A. omalii scalaris*, laissant un espace important entre 4b et PII (Pl. XVI, fig. 5 et 6). Aussi bien dans sa comparaison avec *A. omalii scalaris* qu'avec *A. sulcata redonensis*, l'ornementation d'*A. solidula* reste, quand cela est possible, un critère majeur pour la détermination.

Astarte (Astarte) fusca (Poli, 1795)

Cette espèce, connue depuis le Miocène, est représentée au Redonien par une sous-espèce fossile, *A. (A.) fusca incrassata* (Brocchi, 1814).

Astarte (Astarte) fusca incrassata (Brocchi, 1814)

Pl. I, fig. 5 ; Pl. II, fig. 2 ; Pl. X, fig. 10-19.

Synonymie :

1814 — *Venus incrassata* : Brocchi, p. 557, pl. XIV, fig. 7 a-b.
1829 — *Cytherea incrassata* (*Venus incrassata* Brocchi) : de Serres, p. 148.
1830 — Astarté épaisse *Astarte incrassata* Nob. : Deshayes, p. 78.
1835 — Crassine épaisse. *Crassina incrassata* Desh. : Deshayes *in* Lamarck.
1836 — *Astarte incrassata* Del. Jonk. : Philippi, p. 38.
1837 — *Astarte incrassata* Dl. Jonk. : Goldfuss, p. 185, pl. 135, fig. 2a-c.
1845 — *Astarte sulcata* Mont. : Nyst, p. 155.
1853 — *Astarte incrassata ?* Brocchi : Wood, p. 178, pl. XVI, fig. 6 a-b.
1854 — *Astarte rustica* Millet : Millet, p. 169 (*pro parte*).
1866 — *Astarte rustica* Millet : Millet, p. 26 (*pro parte*).
1868 — *Astarte (Venus) incrassata ?*, Broc. : Dewalque, p. 429.
1873 — *A. fusca* Poli : Cocconi, p. 311.
1873 — *Astarte incrassata* Brocchi : Wood, p. 138.
1893 — *Astarte fusca* Poli : Pantanelli, p. 160.
1899 — *Astarte fusca* (Poli) : Sacco, p. 24, pl. VI, fig. 22.
1899 — *A. fusca* var. *incrassata* (Br.) (an species distinguenda) : Sacco, p. 24, pl. VI, fig. 23-25.
1899 — *A. fusca* var. *aglypha* Menegh. *in* Cocconi : Sacco, p. 25, pl. VI, fig 26.

Source : MNHN, Paris

1906 — *Astarte* sp. ? : Degrange-Touzin, p. 20.
1909 — *Astarte fusca* Poli sp. (*Tellina*) : Dollfus et Berkeley Cotter, p. 42, pl. V, fig. 1-4, 5 a-b.
1913 — *Astarte incrassata* (Brocchi) ; var. *Deshayesi* Degrange-Touzin : Cossmann et Peyrot, p. 21, pl. I, fig. 35-38.
mss-1920-35 — *Crassatella (Crassina) concentrica* Dujardin var. *lisa* de Gregor. : Couffon, pl. IV, fig. 99a (manuscrit pouvant être daté entre 1920 et 1935).
1951 — *Astarte (Astarte) fusca* (Poli) var. *incrassata* (Brocchi) 1814 : Rossi-Ronchetti, p. 50, fig. 19 a-c.
1952 — *Astarte (Laevastarte) fusca* (Poli), 1791 : Hinsch, p. 156, pl. A, fig. 3 a-b.
1956 — *Astarte (Laevastarte) fusca* (Poli) : Rasmussen, p. 113.
1956 — *Astarte (Laevastarte) fusca forma magdalenae* : Rasmussen, p. 125.
1959 — *Astarte fusca* (Poli) : Zbyszewski, p. 78, pl. X, fig. 34 et 35.
1960-63 — *Astarte (Astarte) fusca* (Poli, 1791) : Malatesta, p. 334, pl. XV, fig. 6.
1970 — *Astarte fusca incrassata* (Brocchi, 1814) : Glibert et Van de Poel, p. 74.
1974 — *Astarte (Astarte) fusca incrassata* (Brocchi, 1814) : Malatesta, p. 96, pl. VIII, fig. 8 a-b.
1974 a — *Astarte (Isocrassina) fusca incrassata* (Brocchi, 1814) : Janssen et Van der Slik, p. 54, pl. 35, fig. 94 a-c.
1974 b — *Astarte (Isocrassina) fusca incrassata* (Brocchi, 1814) : Janssen et Van der Slik, p. 6, tab. 1.
1976 — *Astarte fusca incrassata* (Brocchi) : Lauriat *in* Margerel *et al.*, p. 93.
1981 — *Astarte (Astarte) fusca incrassata* (Brocchi, 1814) : Lauriat-Rage, p. 76, pl. XII, fig. 5.

Gisements :

A. fusca incrassata (Brocchi), sous-espèce du Néogène européen (Fig. 16), se rencontre plus particulièrement dans le domaine atlanto-méditerranéen à partir du Pliocène. On la retrouve dans tout le golfe ligérien au Redonien. Par leur position géographique, sans doute trop septentrionale, les gisements du Cotentin et de Haute-Normandie ne renferment pas cette sous-espèce.

Basse-Loire — le Pigeon-Blanc (le Landreau, L.-A.) : un spécimen.

Ile d'Oléron — la Morelière (St-Denis-d'Oléron, Ch.-M.) : un spécimen (une charnière).

Anjou (y compris le bassin de Chateaubriant) — Étang de Choisel (Chateaubriant, L.-A.) : rares spécimens ; St-Michel (M.-et-L.) : très nombreux spécimens ; Thorigné (M.-et-L.) : peu nombreux spécimens ; St-Clément (M.-et-L.) : rares spécimens ; Reneauleau (Brigné, M.-et-L.) : assez nombreux spécimens.

Bretagne — le Houx (St-Jacques-de-la-Lande, I.-et-V.) : un spécimen ; la Groussinière (Rétiers, I.-et-V.) : rares spécimens.

Diagnose :

Diagnose originale. « Venus incrassata : testa solida, subtriangula, inflata ; natibus transversim rugosis, latere antico leviter inflexo, margine saepius denticulato ; cardinis dentibus binis validis, altero in sinistra valva minimo ». (Brocchi 1814, p. 557, pl. XIV, fig. 7 a-b).

Introduction :

La sous-espèce étudiée ici est aussi abondante dans le gisement de la Mâne à St-Michel qu'*A. omalii scalaris* Desh. l'est à Thorigné. Mais, contrairement à cette dernière dans l'ensemble très homogène à l'intérieur de son principal gisement, la présente population d'*A. fusca incrassata* montre de nombreuses variations morphologiques (Pl. X, fig. 13-17) ainsi que des convergences avec une sous-espèce redonienne, *A. sulcata redonensis*, récoltée dans le même gisement. La disparité de la population d'*A. fusca incrassata* est encore augmentée par une grande diversité dans l'ornementation de la coquille qui demeure malgré tout caractéristique.

Les spécimens de St-Michel prennent parfois la même forme « en nucule » qu'*A. omalii scalaris*.

Source : MNHN, Paris

Cette ressemblance morphologique est propre au Redonien d'Anjou et affecte aussi *A. sulcata redonensis* (Pl. I, fig. 4-6). La séparation des trois populations s'obtient par un examen détaillé de l'ornementation de départ, totalement différente chez *A. fusca incrassata* et *A. omalii scalaris*. Il reste plus difficile de distinguer *A. fusca incrassata* d'*A. sulcata redonensis*, la seconde présentant des caractères intermédiaires entre *A. fusca incrassata* pour l'aspect du crochet et de la charnière et *A. omalii scalaris* pour l'ornementation (tabl. III). Précisons que les convergences sont nécessairement plus marquées entre *A. fusca incrassata* et *A. sulcata redonensis* (épaisseur du test, charnière) du seul fait de leur présence simultanée dans un même gisement. Les grandes ressemblances constatées entre les trois types de populations ont conduit Millet en 1854 à les désigner sous un même nom, *A. rustica*.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE.

Description :

De taille moyenne ($\bar{L}$ = 14,3 mm), ces coquilles (Pl. X, fig. 13-17) ont un test toujours épais à l'âge adulte, une forme subtriangulaire, parfois « en nucule » et une assez forte convexité atteinte environ au premier tiers de la hauteur totale. Le crochet, nettement prosogyre, est épais et assez proéminent avec une pointe bien visible tournée vers l'intérieur des valves. Les bords dorsaux sont de longueur inégale, l'antérieur toujours assez court, le postérieur de longueur variable. Le bord palléal est arrondi et la troncature anale peu marquée. La lunule, finement striée, peu excavée, assez large, est délimitée par une carène bien dessinée. L'écusson, également strié et moins large que la lunule, est délimité de la même manière. Les empreintes musculaires sont peu profondes, surtout la postérieure, et la ligne palléale est éloignée du bord ventral lisse ou crénelé. Les valves non crénelées ont en général un test moins épais que les valves crénelées et corrélativement une charnière plus faible. Les valves crénelées ont une charnière d'autant plus épaisse que la convexité de la coquille est forte.

S'il existe des variations dans l'ornementation, celle-ci au départ demeure rigoureusement la même dans tous les cas (Pl. X, fig. 13 et 17). L'ornementation est totale, régulière et assez lâche chez les formes jeunes (Pl. X, fig. 11 et 12), alors qu'elle est presque toujours partielle chez les adultes. Sur la pointe du crochet les cordons sont réguliers et serrés avec des intervalles très réduits. Suit une zone encore régulière avec des cordons circulaires, arrondis à leur sommet et séparés par des intervalles de même forme et de largeur sensiblement égale. Ensuite, l'ornementation devient variable (voir p. 53).

La population de St-Michel, surtout représentée par des individus adultes (longueur maximale = 17 mm), renferme quelques valves de petite dimension (dont la longueur varie de 6 à 10 mm) que j'attribue à divers stades juvéniles (Pl. X, fig. 11 et 12). L'absence totale de crénelures et la taille croissante des coquilles éliminent l'éventualité d'un nanisme d'une fraction de cette population. En outre, la faible convexité des valves, leur ornementation complète et souvent lâche, l'arrondi très marqué du bord palléal principalement dans la région anale, ainsi que l'effacement du crochet compris dans un angle très obtus, caractérisent des stades juvéniles. Les spécimens jeunes sont très différents des adultes ; seuls les divers stades de croissance permettent de les réunir. C'est ainsi que je rapporte à *A. fusca incrassata* quelques petites valves communiquées par A. W. Janssen et provenant du Miocène moyen de Mirebeau (Vienne) (Pl. X, fig. 10).

Description de la charnière :

Valve droite. **AI**, longe les 2/5 inférieurs de la lunule, souvent un peu courbe, assez épaisse, plus haute que le bord dorsal antérieur dont elle est assez éloignée et séparée par une rainure parfois assez large.

3a, presque toujours très réduite, confondue avec le bord lunulaire, séparée de 3b par une fossette triangulaire assez grande et profonde.

3b, médiane, triédrique à sommet large, forte, irrégulièrement cannelée sur ses faces antérieure et postérieure, souvent parcourue au sommet par un sillon médian plus ou moins marqué, séparée de 5b par une fossette triangulaire et profonde à peine plus grande que l'antérieure.

5b, faible, plutôt courte, soudée à la nymphe.

PIII, confondue avec le bord dorsal postérieur assez épais.

Source : MNHN, Paris

Valve gauche. AII, allongée, assez épaisse, confondue avec le bord lunulaire.

2a, très oblique, pointue, souvent aussi forte que 4b, proche du bord lunulaire et séparée de celui-ci par une fossette petite et plus ou moins profonde, irrégulièrement cannelée sur sa face postérieure, séparée de 4b par une fossette médiane, triangulaire et assez profonde.

4b, oblique, triédrique, souvent aussi forte que 2a, parfois divisée en deux à partir du sommet par un sillon médian, irrégulièrement cannelée sur sa face antérieure, distincte de la nymphe dont elle est séparée par une fossette peu profonde, parfois absente.

PII, de même longueur que AII, assez épaisse, plus élevée en son milieu et séparée du bord dorsal postérieur par une rainure assez large.

Variations : Dans le gisement de St-Michel on observe simultanément deux types de variations, l'une concernant la forme, l'autre l'ornementation.

1) Pour une convexité d'ensemble toujours assez forte, sauf chez les individus jeunes et quelques rares valves à test mince, la hauteur et la longueur des valves sensiblement égales contribuent à leur donner une forme subtriangulaire (Pl. X, fig. 14 et 17) ; dans ce cas, le bord palléal est généralement bien arrondi. Mais parfois la région anale est plus développée et marquée par une troncature assez accusée modifiant alors le contour des valves : forme « en nucule », convergence avec *A. omalii scalaris* et *A. sulcata redonensis* (Pl. 1, fig. 4-6).

2) *A. fusca·incrassata* est avant tout définie par son ornementation caractéristique qui réunit de nombreux spécimens, au reste, nous l'avons vu, morphologiquement variables. Une autre *Astarte* du Redonien, (sous-genre *Digitariopsis*) appartenant à l'espèce *A. obliquata* Sowerby, présente un type d'ornementation assez voisin, mais avec une sculpture différente (bandes de largeur variable, séparées par des stries toujours très étroites) et oblique, ainsi que des différences dans la charnière (Pl. XII, fig. 5-7). Pour illustrer la tendance au passage morphologique du sous-genre *Astarte* au sous-genre *Digitariopsis*, citons des spécimens d'*A. (A.) fusca incrassata* de St-Michel (Pl. X, fig. 13) et des spécimens d'*A. (D.) obliquata obliquata* du Girondor (Pl. XII, fig. 5 et 6).

Que la coquille ait une forme longue ou haute, les variations dans l'ornementation sont les mêmes. L'on distingue des individus à ornementation complète (Pl. X, fig. 13 et 14), en faible nombre, et de nombreux individus partiellement ornés (Pl. X, fig. 16 et 17). Chez les plus grandes coquilles l'ornementation n'est jamais totale, caractère également rencontré dans tout le groupe d'*A. omalii*. Rares sont les valves entièrement et régulièrement ornées. Le plus souvent, les cordons circulaires et réguliers jusqu'à mi-hauteur environ, s'atténuent alors en même temps qu'ils s'élargissent, laissant des intervalles peu profonds et moins larges qu'eux. Encore visibles, certains cordons paraissent légèrement torsadés. Ils se terminent parfois brusquement entre deux autres cordons bien individualisés. Parfois aussi ils bifurquent, principalement dans la région postérieure. Les derniers cordons sont souvent anastomosés et parfois même coalescents (Pl. X, fig. 14).

Affinités :

A. fusca incrassata atteint le maximum de ressemblance avec *A. sulcata redonensis* dans le gisement de St-Michel où toutes deux figurent en nombre important (Fig. 17 et 18 B et D). Les convergences sont si poussées entre les deux populations qu'il est difficile de les séparer (Pl. 1, fig. 5 et 6). Des ressemblances entre *A. fusca* et *A. sulcata* ont déjà été signalées en Méditerranée au Pliocène par Gignoux (1913, pl. XVIII, fig. 9-19). De même, dans les mers actuelles, *A. fusca fusca* (Poli) et *A. sulcata sulcata* (Da Costa) sont parfois très voisines (Fig. 18 A et C). Chez les populations redoniennes d'*A. fusca incrassata* et d'*A. sulcata redonensis*, on relève peu de différences au niveau de la charnière, mais l'ornementation n'est pas la même dans les deux cas : *A. fusca incrassata* possède des cordons arrondis souvent irrégulièrement espacés, tandis qu'*A. sulcata redonensis* a une ornementation plus régulière avec des cordons assez aigus. De plus, l'orientation de départ des cordons sur la pointe du crochet n'est pas la même (Fig. 18) ; ce caractère est très important car il permet aussi bien de séparer *A. fusca incrassata* et *A. sulcata redonensis* que de réunir des individus jeunes et adultes d'une même

Source : MNHN, Paris

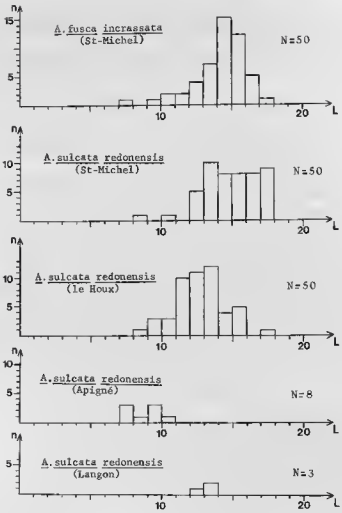


FIG. 17. — Comparaison de la taille de *A. fusca incrassata* à Saint-Michel et de *A. sulcata redonensis* à Saint-Michel, le Houx, Apigné et Langon.

n = fréquences, L = longueur (en mm), N = nombre total de spécimens.

espèce ou sous-espèce, par exemple *A. fusca incrassata* à St-Michel. On peut encore signaler la longueur du bord dorsal postérieur plus petit chez *A. fusca incrassata*, à condition que la forme « en nucule » ne soit pas trop accusée (tabl. III).

A. fusca incrassata se distingue d'*A. omalii scalaris* par un test plus épais, un bord dorsal postérieur plus court, une convexité maximale atteinte au tiers de la hauteur de la coquille et non à la moitié, une troncature anale peu marquée, un crochet dont la pointe est tournée vers l'intérieur des valves et non dans le plan de séparation de celles-ci, un plateau cardinal plus épais avec des dents plus resserrées, une ornementation disposée sur une surface arrondie et non scalariforme, des cordons bien circulaires et non obliques en arrière. L'orientation de départ des cordons sur la pointe du crochet est différente chez les deux sous-espèces, *A. omalii scalaris* se rapprochant à cet égard d'*A. sulcata redonensis* (tabl. III).

Le test épais, la convexité maximale de la coquille atteinte rapidement, le bord dorsal postérieur en général court, la troncature anale peu marquée, la charnière forte, l'ornementation partielle et irrégulière, la disposition bien circulaire des cordons sont autant de caractères rapprochant *A. fusca incras-*

Source : MNHN, Paris

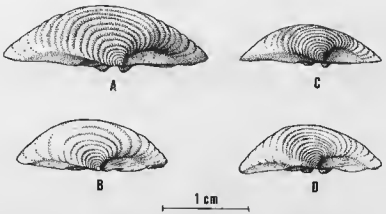


FIG. 18. — Disposition des cordons dans la région umbonale chez *A. sulcata* et *A. fusca* ; valves gauches.

A = *Astarte sulcata sulcata* (Actuel, Méditerranée).
B = *Astarte sulcata redonenis* (Redonien, Saint-Michel).
C = *Astarte fusca fusca* (Actuel, Méditerranée).
D = *Astarte fusca incrassata* (Redonien, Saint-Michel).

sata d'*A. solidula* (tabl. III). L'existence de stades intermédiaires permet d'en faire un même groupe (voir p. 47). L'évolution du groupe d'*A. fusca* se poursuit jusqu'à nos jours, où la sous-espèce moderne *A. fusca fusca*, peu variable (Pl. X, fig. 7 et 8), présente des différences avec la sous-espèce pliocène *A. fusca incrassata* très variable.

Il convient de remarquer que Hinsch (1961) accorde comme ancêtre d'*A. fusca*, *A. nystana* du Bartonien (Sables de Wemmel et d'Assche en Belgique, Glibert 1936, p. 68, fig. 30). À l'Oligocène, ce rameau phylétique est représenté pour lui par *A. henckeliustana*, espèce du domaine nordique. Ainsi d'après Hinsch, l'histoire du rameau aboutissant à *A. fusca* se serait restreinte au domaine nordique. Cet auteur ne tient pas compte de la présence d'*A. fusca* dans le domaine atlanto-méditerranéen au cours du Néogène (voir interventions de Roger *in* Hinsch, 1961). Nous avons vu qu'*A. fusca* et *A. solidula* dérivaient probablement d'un même ancêtre (voir p. 47). Or *A. solidula* n'est connue que dans le domaine atlanto-méditerranéen et c'est dans ce même domaine qu'*A. fusca* est la plus abondante. Ceci m'incite à placer l'ancêtre commun de ces deux espèces dans le domaine atlanto-méditerranéen. C'est pourquoi je ne suis pas Hinsch quand il donne un ancêtre nordique à *A. fusca*. La présence de cette dernière espèce dans le domaine nordique résulte probablement d'une migration venue du domaine atlanto-méditerranéen. Le fait qu'*A. fusca incrassata* soit connue dès le Miocène moyen en Atlantique et seulement au Miocène supérieur dans le domaine nordique (alors que tous les niveaux miocènes y sont bien représentés), semble confirmer la réalité d'une telle migration (Janssen et Van der Slik, 1974 b, p. 5, tabl. 1).

Remarques paléobiogéographiques.

A. fusca a longtemps été considérée comme une espèce atlanto-méditerranéenne, mais, comme nous l'avons vu précédemment, Hinsch (1952 et 1961), puis Janssen et Van der Slik (1974 a et b) l'ont reconnue dans le Miocène nordique. Bien avant ces auteurs, *A. fusca incrassata* a été signalée sous le nom d'*A. incrassata*, avec réserve toutefois, par Wood (1853), dans des niveaux plus récents, soit dans le Coralline Crag et le Red Crag de Sutton (Angleterre). D'après les descriptions et figures de Hinsch, je pense qu'il s'agit bien d'*A. fusca*, mais sans doute plus exactement de la sous-espèce fossile *A. fusca incrassata* (Janssen et Van der Slik, 1974 a). En effet, chez *A. fusca incrassata*, le test ainsi que le plateau cardinal sont plus épais et la convexité des valves plus forte que chez *A. fusca fusca* (Fig. 18 C et D) ; la sous-espèce actuelle présente par ailleurs une ornementaton régulière sur l'ensemble de la coquille (Pl. X, fig. 7 et 8), alors que la sous-espèce néogène est presque toujours partiellement ornée de cordons souvent irréguliers (Pl. X, fig. 15). Il n'est pas surprenant de ne pas trouver la forme moderne au Miocène, car la quasi-totalité des Astartidae connues montre une évolution très rapide.

Source : MNHN, Paris

Parmi les espèces actuelles de cette étude, seule *Goodallia triangularis* Mtg. se rencontre jusqu'au Miocène.

Aucun obstacle d'ordre géographique ou climatique ne peut être opposé à la présence d'*A. fusca incrassata* dans le domaine nordique (Fig. 16). On peut envisager une communication entre les domaines atlanto-méditerranéen et nordique par le Nord des Iles Britanniques ; d'autre part, le climat de l'Europe occidentale était homogène à cette époque, de type subtropical.

*Le problème de l'antagonisme des espèces du groupe d'*A. omalii *Jonk. et des espèces du groupe d'*A. fusca *(Poli) (Fig. 19).*

— Chez les populations de taille normale : À Thorigné, seul le groupe d'*A. omalii* Jonk. est bien représenté par sa sous-espèce *A. omalii scalaris* Desh. ; *A. solidula* Desh. y est rare. Le gisement de Sceaux renferme exclusivement *A. omalii scalaris* Desh., se trouvant dépourvu d'*A. solidula* Desh. Inversement, à St-Michel, *A. omalii scalaris* Desh. est rare et remplacée par d'importantes populations d'*A. fusca incrassata* (Brocc.) et d'*A. sulcata redonensis* Lauriat-Rage, ayant toutes la même taille et dont quelques termes présentent avec *A. omalii scalaris* Desh. des convergences dans la forme et l'ornementation. Il en est de même à St-Clément, où *A. omalii scalaris* Desh. existe en très petit nombre et

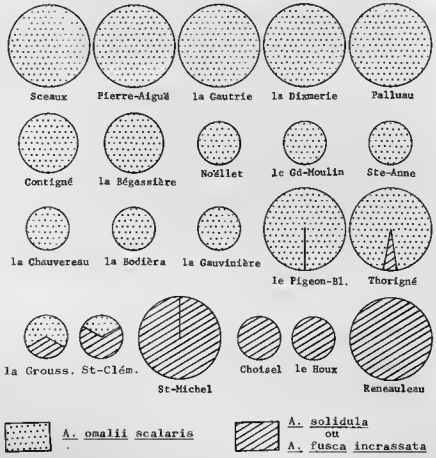


FIG. 19. — L'antagonisme entre *Astarte omalii scalaris* et *A. solidula* ou *Astarte fusca incrassata* : les pourcentages relatifs dans chaque gisement.

— petits cercles = moins de 10 spécimens. — cercles moyens = 10 à 20 spécimens. — grands cercles = plus de 20 spécimens.

Source MNHN, Paris

est remplacée par une abondante population d'*A. solidula* Desh. L'étude de plusieurs gisements montre donc qu'en un même lieu l'un de ces deux groupes prédomine, l'autre étant exclu ou tout au moins presque exclu.

— Chez les populations naines : je constate qu'il existe aussi, et dans une moindre mesure, simultanément avec les populations normales, un antagonisme entre les espèces des groupes d'*A. omalii* et d'*A. fusca*. Ainsi Sceaux nous livre des spécimens d'*A. omalii scalaris* Desh. appartenant à la forme naine (comme à la forme normale), alors que *A. solidula* Desh. y est absente. Aux Pierres-Blanches, une population naine d'*A. omalii scalaris* Desh. est seule présente, alors qu'à St-Clément la quasi-totalité des individus nains (et de taille normale) est rapportée à *A. solidula* Desh.

Donner une explication à cela reste difficile. Cependant, l'observation répétée de cet antagonisme dans presque tous les gisements redoniens me conduit à retenir deux faits. En premier lieu, lorsqu'une espèce abonde dans un biotope donné, il est assez rare que d'autres espèces très proches (appartenant au même genre, ayant même taille ainsi qu'une morphologie voisine) soient présentes simultanément et a fortiori dans les mêmes proportions. Cette élimination réciproque s'observe fréquemment, et cela également au niveau des genres : ainsi par exemple, chez les Bivalves, il n'est pas rare qu'une famille soit représentée par plusieurs genres dans une même niche écologique, à condition que ceux-ci soient tout à fait différents (taille, morphologie) ; citons des Cardiidés avec *Cardium (Acanthocardia) tuberculatum* L., *Cerastoderma edule* (L.) et *Parvicardium exiguum* (Gmelin) récoltés ensemble sur une plage actuelle de la Méditerranée ou de l'Atlantique. Au Redonien, la grande abondance des *Astarte* dans le golfe ligérien implique une certaine présence exclusive des espèces et sous-espèces en fonction du calibre principalement, la concurrence paraissant d'abord se faire à taille égale.

En outre un autre facteur, tout autant significatif pour cette étude, s'ajoute au précédent, car les espèces précisément antagonistes sont au Pliocène caractéristiques soit du domaine nordique (groupe d'*A. omalii*), soit du domaine atlanto-méditerranéen (groupe d'*A. fusca*). Il semble que dans les diverses régions et à l'intérieur même de ces régions, certains gisements souvent voisins constituent des niches écologiques différentes. Par sa situation géographique, la mer redonienne correspond à une zone d'affrontement du domaine nordique et du domaine méditerranéen. Elle renferme donc un mélange d'espèces à caractère nordique et à caractère méditerranéen. Ters *et al.* (1970, p. 23) ont montré que la paléogéographie du golfe ligérien était compliquée. Une telle paléogéographie a favorisé à l'échelle locale la multiplication des niches écologiques, lesquelles provoquent cet antagonisme. Cependant, vivant dans des conditions générales à peu près semblables, les espèces du sous-genre *Astarte* acquièrent une morphologie similaire, parce qu'elles sont très peu différentes au départ.

Astarte (Astarte) sulcata (Da Costa, 1778)

Cette espèce connue actuellement par la sous-espèce *A. sulcata sulcata* (Da Costa) (Pl. XI, fig. 1), présente en Méditerranée et sur les côtes européennes de l'Atlantique, est représentée au Redonien par la sous-espèce *A. sulcata redonensis* Lauriat-Rage (Pl. 1, fig. 6).

Mendès Da Costa a donné pour *A. sulcata* la diagnose suivante :

« *Pectunculus sulcatus* : une *petite espèce*, environ la *grandeur* d'une noisette, d'une *forme* quasi ronde ; la *coquille* est très épaisse et forte ; les *valves* ont les côtés inégaux, et ne sont point très profondes. L'*extérieur*. Généralement, quand tiré de la mer, est couvert de saletés, comme vermisseaux, fange, petits coraux, etc. et aussi couvert d'un *épiderme* fort quoique mince et noiratre, qui étant dépouillé ; la *coquille* est blanchatre ou rougeatre, à *stries* nombreuses concentriques et transversales, très élevées, régulières et serrées. Les *intervalles* entre elles sont des canelures larges. Les *becs* pointus, et beaucoup tournés de côté. Les *bords* de ce côté sont unis. La *pente du cartilage* est un enfoncement pointu et étroit, et en forme de cœur. Le *dedans* blanc, lisse et lustré. Les bords sont délicatement crénelés. J'ai reçu cette espèce de *Scarborough* au comté de York » (Mendès Da Costa, 1778, p. 192).

Source : MNHN, Paris

Cette diagnose très imprécise n'est jamais mentionnée dans la littérature. On donne habituellement celle de Maton et Rackett [1] pour *Venus scotica*, qui réunit les principaux caractères de l'espèce. Je la reproduis ici :

« V. testa subcordata, subcompressa, sulcis transversis parallelis regularibus, margine laevi. Coast of Caithness-shire ». (Maton et Rackett, 1807, p. 81, pl. 2, fig. 3).

En raison de la découverte de la sous-espèce fossile, cette diagnose ne peut plus être appliquée à *A. sulcata*, mais seulement à la sous-espèce actuelle.

Astarte (Astarte) sulcata redonensis Lauriat-Rage, 1975

Pl. I, fig. 6 ; Pl. XI, fig. 2-23.

Synonymie :

1854 — *Rustica*, Millet : Millet, p. 169 (*pro parte*).
1866 — *Astarte rustica*, Millet : Millet, p. 26 (*pro parte*).
1904 — *Astarte scalaris* Desh. (*Cassina*) (sic) Dujardin : Dollfus, p. 659.
1905 — *Astarte scalaris* (Desh.) : Couffon, p. 181 et tabl. (*pro parte*).
1906 — *Astarte* Sp. ? : Degrange-Touzin, p. 20.
1907 — *Astarte (Cassina)* (sic) *scalaris* Deshayes : Dollfus, p. 309 (*pro parte*).
1908 — *Astarte sulcata* : Dollfus, p. 343.
mss-1920-35 — *Astarte (Cassina)* (sic) *scalaris* Deshayes : Couffon, pl. IV, fig. 95 (manuscrit pouvant être daté entre 1920 et 1935).
1921 — *Astarte scalaris* Desh. : Kerforne, p. 52.
1975 — *Astarte (Astarte) sulcata redonensis* nov. subsp. : Lauriat-Rage, p. 101, fig.
1976 — *Astarte sulcata* Da Costa : Lauriat *in* Margerel *et al.*, p. 93.
1981 — *Astarte (Astarte) sulcata redonensis* Lauriat-Rage, 1975 : Lauriat-Rage, p. 77, pl. XII, fig. 6.

Gisements :

A. sulcata redonensis se rencontre dans tout le golfe redonien. Elle est abondante dans la région de Rennes, où elle prédomine de beaucoup dans tous les gisements. En Anjou, à St-Michel, elle coexiste avec *A. fusca incrassata* et montre avec cette dernière un maximum de convergences ; à St-Clément, elle se présente sous une forme naine.

Basse-Loire — le Pigeon-Blanc (le Landreau, L.-A.) : un spécimen de taille normale ; la Planche-au-Bouin (Pont-St-Martin, L.-A.) : un spécimen de taille normale.

Ile d'Oléron — la Morelière (St-Denis-d'Oléron, Ch.-M.) : peu nombreux spécimens de taille normale.

Anjou et Maine — Beaulieu (Mayenne) : un spécimen nain ; St-Michel (M.-et-L.) : nombreux spécimens de taille normale ; Noëllet (M.-et-L.) : assez nombreux spécimens de taille normale ; Thorigné (M.-et-L.) : rares spécimens de taille normale ; Sceaux (M.-et-L.) : assez peu nombreux spécimens nains ; St-Clément (M.-et-L.) : nombreux spécimens nains ; Reneauleau (Brigné, M.-et-L.) : peu nombreux spécimens de taille normale.

Bretagne — Apigné (Moigné, I.-et-V.) : nombreux spécimens de taille normale ; le Houx (St-Jacques-de-la-Lande, I.-et-V.) : extrêmement nombreux spécimens de taille normale ; le temple du Cerisier (St-Jacques-de-la Lande, I.-et-V.) : rares spécimens de taille normale ; St-Jacques-de-la-Lande (I.-et-V.) : peu nombreux spécimens de taille normale ; la Groussinière (Rétiers, I.-et-V.) : peu nombreux spécimens de taille normale ; Langon (I.-et-V.) : peu nombreux spécimens de taille normale.

1. Maton et Rackett ont décrit et figuré (1807, p. 81, pl. 2, fig. 2) une espèce de taille moyenne qu'ils ont nommée *Venus sulcata* et qui correspond en réalité à *A. fusca*. Simultanément, ils ont décrit et figuré (p. 81, pl. 2, fig. 3) *Venus scotica*, plus grande que la précédente et qui, elle, correspond bien à *A. sulcata*.

Source MNHN, Paris

Diagnose :

Diagnose originale. « *Astarte (Astarte) sulcata redonensis* : coquille subtriangulaire, assez épaisse, convexe, partiellement ornée de cordons concentriques étroits de même largeur que les intervalles qui les séparent ; lunule peu excavée, pointe du crochet orientée vers l'intérieur des valves, dents assez proéminentes ». (Lauriat-Rage 1975, p. 101, fig.).

Introduction :

Millet n'avait pas séparé les deux populations de St-Michel que j'appelle *A. fusca incrassata* et *A. sulcata redonensis*, cet auteur ayant donné le nom d'*A. rustica* à toutes les *Astarte s.s.* du gisement. Comme nous l'avons vu précédemment, ces deux sous-espèces présentent de nombreuses ressemblances, aussi bien par leur charnière, l'épaisseur de leur test que par leurs variations morphologiques. Étant très voisines et appartenant au même gisement, les convergences sont alors optimales. C'est l'ornementation de départ sur la pointe du crochet qui permet en définitive de les séparer (Pl. I, fig. 5 et 6). Par ailleurs la confusion avec *A. omalii scalaris* est également possible (Fig. 20 et 21 ; tabl. III).

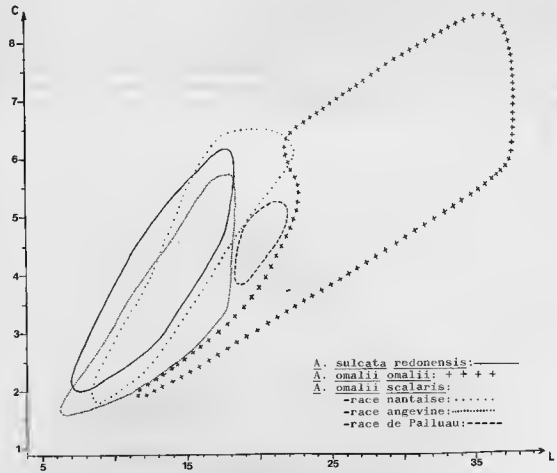


FIG. 20. — Variations de la convexité en fonction de la longueur chez *A. sulcata redonensis*, *A. omalii omalii* et *A. omalii scalaris*.

C = convexité, L = longueur (en mm).

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

a) POPULATIONS DE TAILLE NORMALE.

Description :

À St-Michel, la taille d'*A. sulcata redonensis* est voisine de celle d'*A. fusca incrassata* ($\bar{L}$ = 14,9 mm pour *A. sulcata redonensis* et 14,3 mm pour *A. fusca incrassata*), mais dans la région de Rennes, *A. sulcata redonensis* est petite ($\bar{L}$ = 12,7 mm à la carrière du Houx et 8,7 mm à Apigné). À Langon, la longueur moyenne est de 13,2 mm (Fig. 17).

La description du type a été donnée antérieurement (Lauriat-Rage, 1975). Ces coquilles, à test épais, ont généralement une forme subtriangulaire, plus rarement « en nucule » et une convexité maximale atteinte un peu avant la mi-hauteur. Le crochet, prosogyre, souvent assez fort, se termine par une pointe visible tournée vers l'intérieur des valves. Les bords dorsaux sont de longueur inégale, le postérieur en général long. Le bord palléal est arrondi et la troncature anale plus ou moins marquée. Comme chez *A. fusca incrassata*, la lunule, peu excavée et large, et l'écusson sont délimités par une carène bien dessinée. De même, les empreintes musculaires sont peu profondes, surtout la postérieure, et la ligne palléale est éloignée du bord ventral lisse ou crénelé. Les valves non crénelées ont aussi une charnière et un test moins épais que les valves crénelées et, dans tous les cas, la charnière est d'autant plus forte que les valves sont convexes. Chez *A. sulcata redonensis*, l'ornementation presque toujours partielle et régulière est faite de cordons concentriques, soit serrés, soit moins serrés, plus ou moins obliques en arrière (Fig. 18 B). Ces cordons, plutôt aigus au sommet et séparés par des intervalles géné-

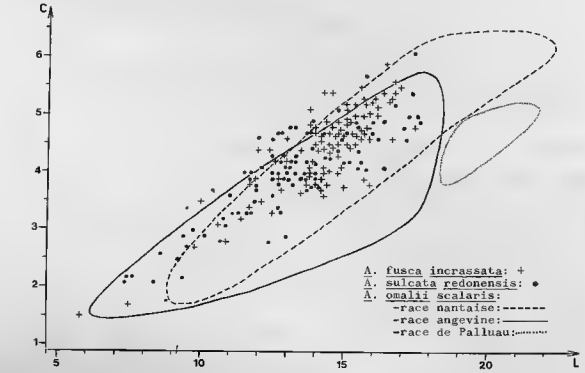


FIG. 21. — Variations de la convexité en fonction de la longueur chez *A. fusca incrassata*, *A. sulcata redonensis* et *A. omalii scalaris*.

C = convexité, L = longueur (en mm).

Source : MNHN, Paris

ralement étroits, ornent la région du crochet et s'atténuent avant la mi-hauteur de la coquille. Ensuite, ils se transforment en bourrelets qui s'effacent en s'élargissant, et gardent des intervalles plus étroits qu'eux (Pl. XI, fig. 3).

Description de la charnière :

Valve droite. AI, longe les 2/5 inférieurs de la lunule, à peine courbe, d'épaisseur moyenne, plus haute que le bord dorsal antérieur et séparée de celui-ci par une rainure bien visible.

3a, petite, rarement pointue, confondue avec le bord lunulaire, séparée de 3b par une fossette triangulaire et profonde.

3b, médiane, triédrique à sommet large, forte, irrégulièrement cannelée sur ses faces antérieure et postérieure, rarement divisée au sommet, séparée de 5b par une fossette triangulaire et profonde, en principe plus grande que l'antérieure.

5b, faible, soudée à la nymphe.

PIII, confondue avec le bord dorsal postérieur.

Valve gauche. AII, allongée, confondue avec le bord lunulaire.

2a, assez oblique, pointue, souvent aussi forte que 4b, proche du bord lunulaire et séparée de celui-ci par une fossette petite et plus ou moins profonde, irrégulièrement cannelée sur sa face postérieure, séparée de 4b par une fossette médiane triangulaire et assez profonde.

4b, oblique, triédrique, souvent plus forte que 2a, souvent divisée en deux à partir du sommet par un sillon médian, irrégulièrement cannelée sur sa face antérieure, distincte de la nymphe dont elle est séparée par une fossette peu profonde.

PII, de même longueur que AII, peu épaisse, à peine plus haute que le bord dorsal postérieur et séparée de celui-ci par une rainure assez étroite et peu profonde.

On relève une valve à charnière inversée (Pl. XI, fig. 21).

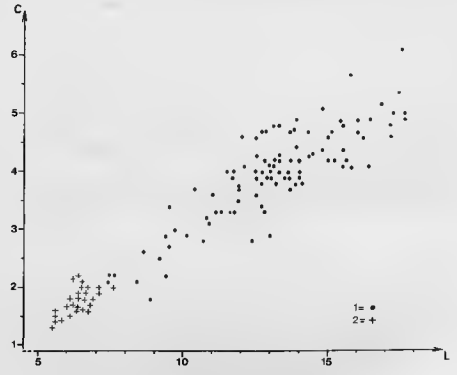


FIG. 22. — Variations de la taille chez *A. sulcata redonensis*.

1 = forme normale (gisements de Saint-Michel, du Houx, d'Apigné et de Langon). — 2 = forme naine (gisement de Saint-Clément).

C = convexité, L = longueur (en mm).

Source : MNHN, Paris

Variations : Ainsi qu'il est dit précédemment, les différentes populations d'*A. sulcata redonensis* n'ont pas la même taille d'une région à l'autre (Pl. XI. fig. 2-9 ; Fig. 17). Simultanément, s'ajoutent des variations dans la forme de la coquille. Hormis la population naine de St-Clément qui sera étudiée séparément, on peut considérer deux types principaux de populations (Fig. 22).

1) Dans la région de Rennes, ont été récoltées des coquilles de taille moyenne dont les plus jeunes sont toujours plus grandes que les formes naines adultes de St-Clément. À Apigné, les valves ne présentent pas de grandes variations de taille et, dans leur majorité, sont bien caractéristiques. Le type de la sous-espèce (Pl. XI, fig. 2) provient d'ailleurs de ce gisement, stratotype du Redonien (Lauriat-Rage 1975, p. 101, fig.). De rares valves sont dépourvues d'ornementation et cela depuis la pointe du crochet. L'absence totale de cordons dans la région umbonale est un fait exceptionnel, vraisemblablement une anomalie car une ornementation au moins partielle, même faible, rentre dans les caractères fondamentaux du genre *Astarte* et même de la famille des Astartidae (Chavan *in* Moore, 1969, p. 562).

Une très riche faune provenant de la carrière du Houx, près de Rennes (récoltes P. Boussard), m'a permis d'étudier les variations d'*A. sulcata redonensis*. Grâce à la présence de tous les stades de croissance, j'ai pu faire une analyse détaillée de l'ensemble des variations de cette sous-espèce (Pl. XI, fig. 10-21). On retiendra principalement que le test est généralement épais et la forme élevée chez les valves fortement convexes. Chez ces mêmes valves, l'ornementation comprend des cordons fins et serrés dans la région du crochet. Inversement, les valves plus longues que hautes, à convexité souvent moins forte et à crochet proéminent, sont ornées de cordons assez gros séparés par des intervalles aussi larges que les cordons. Très fréquemment l'ornementation s'atténue et s'efface un peu avant la limite de l'écusson. La longueur moyenne des valves est inférieure à celles de St-Michel (Fig. 17) et la coquille revêt rarement une forme « en nucule » comme dans ce dernier gisement. Comme chez les autres *Astarte* du Redonien, les spécimens jeunes ont un bord palléal arrondi et développé postérieurement. La troncature anale n'est vraiment marquée que chez les adultes, principalement quand le bord dorsal postérieur est nettement plus long que l'antérieur. Les valves sont lisses ou crénelées. Les plus petites

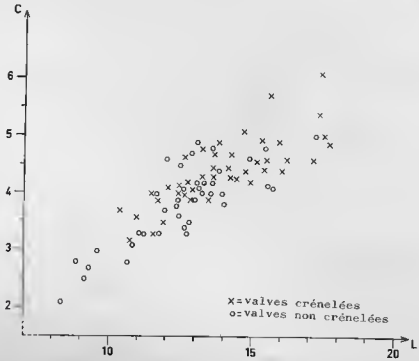


FIG. 23. — Comparaison de la taille des valves à bord palléal crénelé ou non crénelé chez *A. sulcata redonensis* (gisements de Saint-Michel et du Houx).

C = convexité, L = longueur (en mm).

Source : MNHN, Paris

sont lisses, mais les crénelures apparaissent assez tôt (Fig. 23), plus tôt que chez *A. omalii scalaris*, race nantaise qui présente aussi un large éventail de tailles (Fig. 14).

2) A St-Michel, la forme générale (fréquemment « en nucule »), l'épaisseur du test, la morphologie de la charnière sont très semblables chez *A. sulcata redonensis* et *A. fusca incrassata* présentes simultanément, ce qui peut conduire à des confusions (Pl. 1, fig. 5 et 6). Mais les cordons de la région umbonale, déjetés vers l'arrière chez la première et vers l'avant chez la seconde, permettent de distinguer ces deux sous-espèces (Fig. 18 B et D). Toutefois, sur les valves subéquilatèrales ce caractère différentiel s'estompe et il est alors très difficile de séparer les deux sous-espèces. Seule l'étude des variations de tous les spécimens au sein d'une population résout ce problème.

Les quelques valves récoltées à Langon (Pl. XI, fig. 4) et Beaulieu (Pl. XI, fig. 5 et 6) se rattachent respectivement à celles de St-Michel et du Houx.

Rapports et différences :

Chez *A. sulcata redonensis* qui présente, en plus des variations morphologiques habituelles, d'importantes variations de taille (trois types de populations à l'intérieur du golfe redonien), l'unité de l'espèce se lit principalement sur la charnière et l'orientation de départ des cordons sur la pointe du crochet. Mais l'utilisation de ces critères demeure délicate, puisqu'ils servent aussi à séparer *A. sulcata redonensis* de sous-espèces très voisines. La première confusion possible vient de la présence simultanée d'*A. sulcata redonensis* et d'*A. fusca incrassata* dans un même gisement, St-Michel (voir p. 53). Les convergences si fréquentes chez les *Astarte* redoniennes sont alors poussées à l'extrême (Fig. 21) et l'on ne relève guère de différences au niveau de la charnière. En effet, dans les deux cas, le plateau cardinal est épais et ramassé avec des dents presque semblables, la pointe du crochet restant orientée vers l'intérieur des valves ; mais l'examen détaillé de l'ornementation sur la pointe du crochet permet de conclure à une différence dans l'orientation de départ des premiers cordons (Fig. 18 ; tabl. III).

Une seconde confusion peut se faire entre *A. sulcata redonensis* et *A. omalii scalaris* pour lesquelles l'ornementation de départ est très voisine ; mais un caractère fondamental les oppose : chez *A. sulcata redonensis* la pointe du crochet est tournée vers l'intérieur des valves, alors que chez *A. omalii scalaris* elle est orientée dans le plan de séparation des valves. Si *A. solidula* et *A. fusca incrassata* ont une ornementation voisine avec des cordons arrondis, au contraire *A. sulcata redonensis* se rapproche d'*A. omalii scalaris*, car chez toutes deux les cordons se terminent par un sommet aigu. Néanmoins, on relève quelques différences : cordons élevés avec intervalles assez étroits et profonds, charnière avec dents proéminentes et fossettes profondes caractérisent *A. sulcata redonensis*, tandis qu'*A. omalii scalaris* possède une ornementation à faible relief lié à l'aspect scalariforme de la région umbonale et une charnière également plus plate et en rapport avec le faible recourbement du crochet et de sa pointe (tabl. III).

Les spécimens de petite dimension récoltés dans les environs de Rennes sont parfois assez proches d'*A. solidula*, tant par leur taille que par l'absence fréquente d'ornementation sur la plus grande partie de la coquille.

b) POPULATION NAINE.

Les spécimens nains d'*A. sulcata redonensis* ($\bar{L}$ = 6,4 mm) constituent une population homogène d'une trentaine de valves (Fig. 22) provenant uniquement de St-Clément (où il n'existe pas de valve de taille normale de cette sous-espèce) et mêlée à d'autres populations de même taille, dont les plus voisines morphologiquement sont *A. solidula* Desh. et *A. waeli* Glibert. Ces individus sont bien des nains car ils possèdent en miniature les caractères adultes des populations de taille normale (crochet pointu, charnière bien formée, bord palléal crénelé ou non et moyennement développé, ornementation complète non desserrée) et se différencient très nettement des formes juvéniles (crochet émoussé, charnière imparfaitement formée, bord palléal non crénelé largement arrondi, ornementation complète et lâche).

Source : MNHN, Paris

Description :

Ces spécimens nains (Pl. XI, fig. 22 et 23) sont caractérisés par une forme subtriangulaire parfois elliptique, un test assez épais, une assez forte convexité, des bords dorsaux antérieur et postérieur de longueur inégale, un bord antérieur pincé, une troncature anale bien marquée. La lunule est assez large, peu allongée, de forme lancéolée, lisse et bien délimitée. Au contraire, l'écusson est allongé et assez étroit, mais également lisse et bien délimité. Les valves sont ornées d'une quinzaine de cordons concentriques, obliques en arrière, à section arrondie, séparés par des intervalles de même largeur que les cordons. Le crochet assez saillant est bien prosogyre, mais sa pointe s'oriente vers l'intérieur des valves. Le plateau cardinal est relativement épais, à bord inférieur sinueux, et porte des dents assez fortes et proéminentes.

Description de la charnière :

Valve droite. AI, plus forte et moins allongée que chez *A. omalii scalaris*.

3a, confondue avec le bord lunulaire, petite mais visible par opposition à *A. solidula*.

3b,triédrique, assez forte, plus forte que chez *A. omalii scalaris* et moins forte que chez *A. solidula*, moins oblique que chez *A. omalii scalaris* et moins verticale que chez *A. solidula*, séparée de 3a et 5b par deux fossettes égales et assez profondes.

5b, petite, soudée à la nymphe.

PIII, confondue avec le bord dorsal postérieur.

Valve gauche. AII, confondue avec le bord lunulaire.

2a, de taille moyenne, pointue, presque toujours oblique, séparée de 4b par une fossette triangulaire assez profonde.

4b, de taille moyenne, oblique.

Ces deux dents sont voisines de celles d'*A. omalii scalaris* mais plus proéminentes.

PII, distincte et séparée du bord dorsal postérieur par une gouttière bien visible.

Variations : On ne note pas de variations importantes chez cette population naine qui, je l'ai dit, est homogène. Néanmoins, lorsque la longueur des valves est beaucoup plus grande que la hauteur, celles-ci peuvent être fortement elliptiques ; d'ailleurs, une variété *elliptica* a été empruntée à *A. elliptica* Brown, 1827 pour désigner des spécimens fossiles et actuels (les deux sous-espèces d'*A. sulcata* Da Costa).

Rapports et différences :

À St-Clément, où *A. sulcata redonensis* est représentée par la forme naine typique, on la distinguera dans ce gisement d'*A. solidula* de petite taille, principalement par une plus grande longueur de l'écusson et par des différences importantes dans la charnière (plateau cardinal plus grand, dents cardinales plus proéminentes et plus divergentes chez *A. sulcata redonensis*). Si, plus rarement, le bord dorsal postérieur est court chez *A. sulcata redonensis*, la forme des valves se rapproche plus encore de celle d'*A. solidula* et la séparation des deux espèces se fait toujours au moyen de la charnière, mais aussi de l'ornementation (cordons réguliers séparés par des intervalles de même largeur chez *A. sulcata redonensis* et cordons assez gros et irréguliers séparés par des intervalles étroits chez *A. solidula*).

Toujours à St-Clément, on a récolté quelques valves se rapportant à une espèce nordique, *A. waeli* Glibert (Pl. XII, fig. 1), morphologiquement voisine d'*A. sulcata redonensis* (Pl. XI, fig. 22 et 23). Un examen détaillé des deux espèces montre qu'*A. sulcata redonensis* est plus grande, et surtout plus inéquilatérale qu'*A. waeli*. Ces deux espèces sont entièrement ornées de cordons concentriques réguliers, mais *A. sulcata redonensis* montre une quinzaine de cordons peu serrés, obliques en arrière. En revanche, *A. waeli* se caractérise par une ornementation plus serrée, composée d'une vingtaine de cordons bien circulaires en rapport avec l'équilatéralité presque parfaite des coquilles.

Si, comme je l'ai indiqué précédemment, les convergences sont optimales dans un même gisement, néanmoins des confusions entre les petites espèces d'autres gisements sont également possibles. En effet, *A. sulcata redonensis* de St-Clément (Pl. XI, fig. 22 et 23) est très voisine des individus nains d'*A. omalii scalaris* des Pierres-Blanches, par exemple (Pl. IX, fig. 4 et 5). Mais les premiers diffèrent

Source : MNHN, Paris

des seconds par un test plus épais, une convexité plus grande, un crochet plus saillant et plus prosogyre, un plateau cardinal plus épais avec des dents plus proéminentes. De plus, l'ornementation d'*A. sulcata redonensis* est composée de cordons arrondis au sommet, disposés sur une surface régulièrement bombée alors que chez *A. omalii scalaris* l'ornementation a un aspect scalariforme, c'est-à-dire que les cordons sont étirés (donc aigus au sommet), sur une surface médiocrement convexe.

C'est chez la population naine d'*A. sulcata redonensis* récoltée à St-Clément, peu déformée en raison de sa petite taille, que les affinités avec la sous-espèce actuelle sont les mieux visibles.

Astarte (Astarte) waeli Glibert, 1945

Pl. XII, fig. 1.

Synonymie :

1868 — *Astarte Waeli*, Nyst, (*A. pygmaea* ?, de Münst.) : Dewalque, p. 430.
1868 — *Astarte Waelii* Nyst : Nyst *in* Omalius d'Halloy, p. 611.
1945 — *Astarte (Astarte) waeli* (Nyst mss.) nova sp. Glibert, p. 106, pl. IV, fig. 6 a-b.
1952 — *Astarte (ß. Nicania) waeli* Glibert, 1945 : Hinsch, p. 158, pl. A, fig. 8.
1957 — *Astarte (Nicania) waeli* (Nyst mss) Glibert, 1945 : Glibert, p. 7.
1958 — *Astarte (Nicania) waeli* Glib. : Glibert, p. 5.
1962 — *Astarte waeli* Glib. : Glibert, p. 49.
1981 — *Astarte (Astarte) waeli* Glibert, 1945 : Lauriat-Rage, p. 77.

Gisement :

Anjou — St-Clément (M.-et-L.) : assez nombreux spécimens.

Diagnose :

Aucune diagnose n'ayant été donnée précédemment, j'en propose une, établie d'après les spécimens redoniens et la description que Glibert a donnée des spécimens belges.

« Très petite coquille, épaisse, assez convexe, subarrondie, à crochet pointu et presque médian, ornée d'une vingtaine de cordons concentriques et réguliers, serrés et séparés par des intervalles étroits. Bord palléal crénelé ou non crénelé ».

Introduction :

Cette petite espèce, qui avait déjà été remarquée par Nyst (manuscrit) et citée mais non décrite par cet auteur (1868), a été réellement décrite par Glibert (1945). Ce dernier a fondé sa description sur des spécimens provenant du Néogène belge. D'abord placée dans le sous-genre *Astarte* par Glibert, l'espèce a ensuite été classée dans le sous-genre *Nicania* par Hinsch (1952). Cette dernière solution a été choisie par Glibert (1957). Récemment (1970), Glibert et Van de Poel adoptent le sous-genre *Digitariopsis*. Plus récemment encore, Janssen et Van der Slik (1974 a) attribuent l'espèce *waeli* au genre *Goodallia*.

Glibert a primitivement rapporté *A. waeli* à l'Anversien (Miocène moyen) ; mais en 1957, il a rectifié cet âge et a précisé qu'en réalité *A. waeli* provient du Diestien (Miocène supérieur — Pliocène inférieur). Hinsch (1952) a cité cette espèce dans les couches de Gram (Miocène supérieur) en Allemagne. Dans les bassins nordiques, *A. waeli* se rencontre donc au Miocène supérieur et au Pliocène inférieur. Cette espèce a été retrouvée dans le Redonien. Les spécimens redoniens, morphologiquement proches d'*A. sulcata redonensis* Lauriat-Rage (populations naines) me conduident à conserver le sous-genre *Astarte* pour cette petite espèce, en dépit de sa charnière assez réduite.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Description :

Une description très complète de cette espèce a été donnée par Glibert (1945, p. 106 et 107) ; je m'y réfère. La longueur moyenne des valves de la population redonienne est de 5,9 mm.

Variations : On ne note pas de variations, ni de la forme, ni de l'ornementation. La taille varie peu ; les spécimens les plus petits sont généralement dépourvus de crénelures.

Rapports et différences :

Au Redonien, *A. waeli* n'est connue que dans un seul gisement (St-Clément, M.-et-L.) et montre des points communs avec les spécimens nains d'*A. sulcata redonensis* présents dans ce même gisement. En effet, ces deux populations se caractérisent par un test épais et solide, une assez forte convexité, une ornementation complète et régulière et la présence de crénelures sur de nombreuses valves. Mais l'étude détaillée des coquilles montre d'importantes différences que je groupe ci-dessous :

— *Astarte waeli* Glibert (Pl. XII, fig. 1) :

- taille plus petite qu'*A. sulcata redonensis* (nain) ;
- forme subarrondie, subéquilatérale ;
- bords dorsaux subégaux ;
- bord dorsal antérieur rectiligne ;
- côtés antérieur et postérieur subégaux ;
- bord palléal modérément arrondi, sans troncature anale ;
- lunule peu excavée ;
- crochet presque médian, à peine prosogyre, faible et pointu ;
- plateau cardinal réduit, à bord inférieur peu sinueux, portant des dents faibles, assez proéminentes, très divergentes ;
- une vingtaine de cordons circulaires serrés, s'atténuant avant la limite de la lunule et de l'écusson et séparés par des intervalles étroits.

— *Astarte sulcata redonensis* Lauriat-Rage (populations naines) (Pl. XI, fig. 22 et 23) :

- forme subtriangulaire, inéquilatérale ;
- bords dorsaux inégaux, l'antérieur plus court ;
- bord dorsal antérieur concave ;
- côté antérieur pincé, côté postérieur bien arrondi ;
- bord palléal bien arrondi, avec troncature anale ;
- lunule excavée ;
- crochet assez antérieur, prosogyre, assez saillant et pointu ;
- plateau cardinal épais, à bord inférieur sinueux, portant des dents assez fortes, proéminentes et moins divergentes que chez *A. waeli* ;
- une quinzaine de cordons concentriques, obliques en arrière, moyennement serrés, s'interrompant à la limite de la lunule et de l'écusson et séparés par des intervalles aussi larges qu'eux.

À St-Clément, une autre petite espèce, *A. galeotti* Nyst, 1835 (Pl. XII, fig. 2), surtout connue dans le domaine nordique au Scaldisien, se caractérise également par une très petite taille et une ornementation régulière et serrée. Mais la forme différente de la coquille chez ces deux espèces (*A. galeotti* plus proche d'*A. sulcata redonensis* que d'*A. waeli*) et l'ornementation plus fine et plus serrée chez *A. galeotti* permettent de les séparer sans difficulté.

Dans le Néogène nordique il existe une petite espèce, *A. pseudopygmaea* Glibert, 1957

Source : MNHN, Paris

(= *A. pygmaea* Wood, 1853, non Münster *in* Goldfuss, 1873) qui rappelle beaucoup *A. waeli*. D'après Glibert (1957), *A. pseudopygmaea* se différencie d'*A. waeli* par ses cordons moins nombreux (18-19 au lieu de 24-25) et son bord dorsal antérieur plus déclive. Les spécimens redoniens que je rapporte à *A. waeli* correspondent bien à cette espèce par la faible inclinaison de leurs bords dorsaux. En fait, cette inclinaison est même plus faible que chez les spécimens du domaine nordique et, par là, *A. waeli* redonienne se distingue très nettement d'*A. pseudopygmaea*. Par contre, par le nombre de leurs cordons (une vingtaine), les spécimens redoniens s'accordent avec *A. pseudopygmaea*. De plus, la valve d'*A. pseudopygmaea* figurée par Glibert lui-même comprend 21 cordons.

A. pseudopygmaea semble donc assez mal définie et l'attitude de Janssen et Van der Slik (1974 a) qui considèrent *A. pseudopygmaea* comme une sous-espèce d'*A. waeli* pourrait être justifiée. Par manque de matériel disponible, je ne peux pas étudier toutes les variations et il ne m'est pas possible de reconnaître si *A. pseudopygmaea* ne représente qu'une variation d'*A. waeli*. Je conserve donc, au moins provisoirement, la distinction entre les deux espèces.

Astarte (Astarte) galeotti Nyst, 1835

Pl. XII, fig. 2.

Synonymie :

1835 — *Astarte Galeotti*, Nob. : Nyst, p. 8, pl. I, fig. 30.
1845 — *Astarte Galeotti*, Nyst : Nyst, p. 159, pl. III, fig. 17, a, b, e.
1853 — *Astarte gracilis*, Münster : Wood, p. 185, pl. XVII, fig. 3 b-e.
1868 — *Astarte gracilis*, Mün., (*A. Galeotti*, Nyst) : Dewalque, p. 429.
1873 — *Astarte Galeotti* ? Nyst : Wood, p. 138.
1878-81 — *Astarte Galeotti*, Nyst ; Nyst, p. 199, pl. XXII, fig. 3 a-c.
1886 — *Astarte Galeotti*. Nyst : Lorié, p. 152, pl. 3, fig. 3.
1912 — *Astarte galeotti* Nyst, 1835 : Tesch, p. 35.
1937 — *Astarte galeotti* Nyst 1835 : Van Regteren Altena, p. 67.
1949 — *Astarte galeotti* Nijst (sic), 1835 : Ten Broek, p. 123.
1950 a — *Astarte galeotti* Nyst 1835 : Heering, p. 62, pl. 5, fig. 11, 12, 16, 17, 19 ; pl. 6, fig. 6.
1957 — *Astarte (Nicania) galeotti* Nyst, 1835 : Glibert, p. 6.
1958 — *Astarte (Nicania) galeotti* Nyst, 1835 : Glibert, p. 5.
1962 — *Astarte galeotti* Nyst : Glibert, p. 49.
1970 — *Astarte galeotti* Nyst, 1835 : Glibert et Van de Poel, p. 75.
1974 a — *Astarte (? Astarte) corbuloides galeotti* Nyst, 1835 : Janssen et Van der Slik, p. 56, pl. 39, fig. 99 a-c.
1981 — *Astarte (Astarte) galeotti* Nyst, 1835 : Lauriat-Rage, p. 78.

Gisement :

Anjou — St-Clément (M:-et-L.) : peu de spécimens.

Diagnose :

Diagnose originale. « Car. sp. Coquille enflée subtransverse, à crochets courts, recourbés, lunule ovale, surface extérieure striée transversalement, stries régulières ; bords crénelés ». Anvers (Nyst, 1835, p. 8, pl. I, fig. 30).

Introduction :

A. galeotti Nyst est une espèce abondante dans le Pliocène nordique (Grande-Bretagne, Belgique, Hollande), mais qui apparaît en Belgique dès le Deurnien. Dans le domaine nordique cette espèce est beaucoup plus grande (L = 10 mm environ) que dans le Redonien où elle se caractérise par une forme naine.

Source : MNHN, Paris

A. galeotti étant voisine d'*A. gracilis* Münster *in* Goldfuss, 1837 (bien que cette dernière soit de plus petite dimension), Wood (1853) a réuni les deux espèces, point de vue partagé par Lorié (1886) et Van Regteren Altena (1937). Heering (1950 a) considère que des différences dans l'ornementation (ornementation toujours serrée chez *A. galeotti* et variable chez *A. gracilis*) ne permettent pas de les regrouper. Glibert (1957) admet qu'une partie d'*A. gracilis* Münster *in* Wood peut être rapportée à *A. galeotti*. Janssen et Van der Slik (1974 a) considèrent qu'*A. galeotti* est une sous-espèce d'*A. corbuloides* Jonkaire, 1823 du Mio-Pliocène nordique. Je pense qu'il est effectivement très difficile de voir les affinités exactes de ces espèces dans le domaine nordique. Au Redonien, cela ne pose aucun problème car *A. galeotti* est bien différente des autres Astartidae.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Description :

Cette espèce, représentée par quelques valves, se caractérise par sa petite taille ($\bar{L}$ = 5,6 mm), une forme subtriangulaire large, un test peu épais et une convexité moyenne. Les bords dorsaux, de même longueur, ne sont pas à la même hauteur, l'antérieur concave, le postérieur convexe. Le côté antérieur est pincé, le côté postérieur bien arrondi, le bord palléal modérément arqué et sans troncature anale. La lunule et l'écusson sont allongés et étroits. La concavité du bord dorsal antérieur n'est pas liée au creusement de la lunule, mais à l'aspect saillant et pointu du crochet. L'ornementation comprend une vingtaine de cordons plus serrés dans la région umbonale que sur tout le reste de la coquille. Ces derniers (qui ne sont toutefois pas aussi desserrés que chez des spécimens jeunes) semblent caractériser un état nain. La charnière est comparable à celle d'*A. pseudopygmaea* Glibert, 1957.

Variations : On ne relève aucune variation de cette espèce trop peu nombreuse au Redonien.

Rapports et différences :

Les rapports et différences d'*A. galeotti* ont été évoqués dans l'introduction. Au Redonien, il est assez aisé de séparer cette petite espèce, voisine des spécimens d'*A. sulcata redonensis* Lauriat-Rage, grâce à son ornementation particulièrement serrée. Je ne possède pas assez de matériel pour étudier les relations phylétiques de cette espèce avec ses voisines du domaine nordique.

Sous-genre *Digitariopsis* Chavan, 1952

Espèce-type : *Astarte grateloupi* Deshayes, 1843 ;

espèce fossile (Miocène, France).

Astarte (Digitariopsis) obliquata Sowerby, 1817

Deux représentants voisins du sous-genre *Digitariopsis* connus dans le domaine nordique ont été cités dans le Redonien. Ils sont considérés soit comme deux espèces distinctes, *A. obliquata* Sowerby, 1817 et *A. burtini* Jonkaire, 1823 (Wood, 1853 ; Nyst, 1878-81 ; Dollfus et Dautzenberg, 1909 ; Ten Brock, 1949 ; Heering, 1950 a), soit comme deux sous-espèces ou forma de l'espèce *A. obliquata* Sow. (Glibert, 1945 et 1957 ; Glibert et Van de Poel, 1970 ; Janssen et Van der Slik, 1974 a). *A. striatula*, décrite par Deshayes (1830) et provenant des environs d'Angers, a été par la suite placée en synonymie avec *A. burtini* Jonk. (Dollfus et Dautzenberg, 1901 et 1909 ; Couffon, 1907 ; Glibert et Van de Poel, 1970).

Source : MNHN, Paris

Selon la conception classique, *A. obliquata* est connue, avec certitude, dans le domaine nordique à partir du Pliocène (niveau de Kattendijk pour la Belgique, équivalent du Gedgravien) et se poursuit jusqu'au Pléistocène, plus précisément au Merxémien (niveau de Kruisschans pour la Belgique, équivalent du Newbournien). *A. burtini* a une origine stratigraphique plus ancienne qu'*A. obliquata* et s'éteint plus tôt que cette dernière. On rencontre *A. burtini* au Miocène moyen en Belgique, dans le niveau d'Edegem, et elle se poursuit dans tout le domaine nordique jusqu'à la fin du Scaldisien (niveau d'Austruweel pour la Belgique et niveau de Little Oakley pour l'Angleterre). *A. striatula*, généralement mise en synonymie avec *A. burtini*, ne se rencontre que dans le bassin de la Loire. Excessivement rare au Miocène (la Beurelière, M.-et-L.) d'après Bardin (1881), Couffon (1907) et Glibert et Van de Poel (1970), cette espèce abonde dans le Redonien d'Anjou.

Les auteurs qui ont étudié *A. obliquata* et *A. burtini* dans le domaine nordique s'accordent pour dire que ces espèces sont très voisines et qu'elles seront probablement réunies dans l'avenir. Cependant, faute de matériel, aucun ne l'a fait. Nous verrons ci-après que les populations du Redonien démontrent qu'il s'agit d'une seule sous-espèce, *A. (D.) obliquata obliquata* Sow. En revanche, *A. striatula* constitue quelques populations bien caractérisées, comme l'avait reconnu Deshayes et elles doivent, à mon avis, être isolées taxonomiquement et désignées sous le nom d'*A. (D.) obliquata striatula* Desh.

Diagnoses :

Diagnoses originales.

— Une variation extrême d'*A. obliquata*, de forme suborbiculaire, peu convexe, à crochet réduit, correspond à l'espèce même de Sowerby (c'est-à-dire *A. obliquata*), qui a donné la diganose suivante :

« Spec. Char., obsovate, transverse, depressed ; with many oblique concentric striae upon the surface ; margin crenulated ». Crag pits at Hollywells near Ipswich. (Sowerby 1817, p. 173, pl. CLXXIX, fig. 3).

— Pour le variant opposé (*A. burtini*), de forme subtriangulaire, à forte convexité et crochet épais, la Jonkaire a donné la diagnose suivante :

« Coq. épaisse ; bien distincte par des stries longitudinales nombreuses, légèrement ondulées, et s'entrecroisant avec des plis plus élevés. Bord crénelé ». Sables d'Anvers. (Jonkaire 1823, p. 129, pl. VI, fig. 4a-c).

Entre ces deux diagnoses on ne relève aucun caractère distinctif permettant de séparer deux espèces ou deux sous-espèces différentes, ce qui est logique puisqu'il s'agit en réalité de deux variations extrêmes d'un même ensemble, comme le montrent les figures de Sowerby (1817) et de la Jonkaire (1823).

— Pour *A. striatula*, Deshayes a donné la diagnose suivante :

« A. testa orbiculato-trigona, cordata, exilissime striata ; umbonibus magnis, valde recurvis, acutis ; marginibus tenue crenulatis ». Fossile des environs d'Angers. (Deshayes 1830, p. 78).

Ces trois diagnoses ne permettent pas de distinguer des espèces ou sous-espèces différentes. Par ailleurs, les trois auteurs citent la présence de crénelures sur le bord palléal ; celles-ci n'étant pas permanentes (liées à l'âge et au sexe), on ne peut utiliser ce caractère dans une diagnose.

Diagnose émendée. Pour l'espèce *A. (D.) obliquata*, je propose la diagnose suivante :

« Coquille de forme subtriangulaire à suborbiculaire, à test plus ou moins épais, de convexité variable, à crochet fort ou faible, ornée de nombreux cordonnets fins et serrés recoupant le bord palléal et séparés par des rainures étroites ; lunule très apparente, écusson parfois très réduit ».

En résumé, les termes de passage réunissant les formes typiques du domaine nordique, décrites par Sowerby et par la Jonkaire, me conduisent à ne retenir, compte tenu de l'antériorité, que la sous-espèce *A. (D.) obliquata obliquata* Sow. ; cette sous-espèce se rencontre dans plusieurs gisements redoniens, excepté en Anjou. Les spécimens redoniens constituent de bons intermédiaires morphologiques entre les deux variants extrêmes nommés précédemment (*obliquata* et *burtini*) ; je reconnais en plus une

Source : MNHN, Paris

autre sous-espèce géographique différente, *A. (D.) obliquata striatula* Deshayes, endémique de l'Anjou. Bien que voisine d'*A. (D.) obliquata obliquata*, aucun terme de passage ne me permet de réunir l'ancienne espèce de Deshayes à *A. (D.) obliquata obliquata* Sow.

Remarque.

Il est intéressant de constater que les variations morphologiques liées aux changements de la convexité de la coquille se font de façon parallèle chez *A. (A.) omalii* Jonk. et *A. (D.) obliquata* Sow. Ces variations similaires m'ont conduit à retenir quelques points importants concernant la systématique, la biostratigraphie et la paléobiogéographie (voir Lauriat-Rage, 1981, p. 117).

Astarte (Digitariopsis) obliquata obliquata Sowerby, 1817

Pl. XII, fig. 3-10 ; Pl. XVI, fig. 1-4.

Synonymie :

1817 — *Astarte obliquata* : Sowerby, p. 173, pl. CLXXIX, fig. 3.
1823 — *Astarte burtinea* : La Jonkaire, p. 129, pl. VI, fig. 4.
1835 — *Astarte obliquata*, Sow. : Nyst, p. 8.
1835 — *Astarte Burtini*, Lajonk. : Nyst, p. 8.
1844 — Astarté de Burtin, *Ast. Burtinae* La Jonk. (sic) : Potiez et Michaud, p. 168.
1844 — Astarte oblique, *Ast. obliquata*, Sow. : Potiez et Michaud, p. 169.
1845 — *Astarte obliquata*. Sow. : Nyst, p. 160.
1845 — *Astarte Burtinii*. La Jonk. : Nyst, p. 160.
1853 — *Astarte obliquata*, J. Sowerby : Wood, p. 189, pl. XVI, fig. 4 a-d.
1853 — *Astarte Burtini* Lajonkaire : Wood, p. 188, pl. XVII, fig. 5 a-d.
1868 — *Astarte obliquata*, Sow. : Dewalque, p. 429.
1868 — *Astarte obliquata*, Nyst (sic) : Nyst *in* Omalius d'Halloy, p. 613.
1868 — *Astarte Burtini*, Lajonk. : Dewalque, p. 429.
1868 — *Astarte Burtini*, Lajonk. (sic) : Nyst *in* Omalius d'Halloy, p. 613 et 615.
1873 — *Astarte Burtini*, La Jonk. : Wood, p. 137.
1878-81 — *Astarte obliquata*, J. Sowerby : Nyst, p. 197, pl. XXI, fig. 9 a-e.
1878-81 — *Astarte Burtini*, Lajonkaire : Nyst, p. 197, pl. XXII, fig. 1 a-c.
1904 — *Astarte Burtini* Lajonkaire : Dollfus, p. 659.
1906 — *Astarte obliquata* J. Sowerby, var. *striatula* Desh. : Dollfus, p. 364.
1907 — *Astarte obliquata* Sowerby, 1817, var. *Burtini* De La Jonk. : Dollfus, p. 309.
1908 — *Astarte Burtini* de la Jonkaire et var. : Dollfus, p. 346.
1908 — *Astarte* : Dumas, p. 608 (*pro parte*).
1921 b — *Astarte Burtini* Laj. : Kerforne, p. 52.
1945 — *Astarte (Astarte) obliquata burtinea* Jonkaire, 1833 : Glibert, p. 110, pl. VI, fig. 9.
1949 — *Astarte obliquata* J. Sowerby, 1817 : Ten Broek, p. 124, pl. VII, fig. 16 et 17.
1949 — *Astarte burtinea* De la Jonkaire, 1823 : Ten Broek, p. 125.
1950 a — *Astarte obliquata* J. Sowerby 1817 : Heering, p. 60, pl. 1, fig. 1 et 2, 17 et 18 ; fig. 6 (non *A. excurrens*).
1950 a — *Astarte burtinea* de la Jonkaire 1823 : Heering, p. 61, pl. 6, fig. 7 et 8, 11 et 12.
1957 — *Astarte (Digitariopsis) obliquata* Sowerby, 1817. f. *obliquata* s.s. : Glibert, p. 8.
1957 — *Astarte (Digitariopsis) obliquata* Sowerby, 1817. f. *burtinea* Jonkaire, 1823 : Glibert, p. 8.
1958 — *Astarte (Digitariopsis) obliquata* Sow. : Glibert, p. 5.
1958 — *Astarte (Digitariopsis) burtinea* Jonk. : Glibert, p. 5.
1962 — *Astarte burtinea* Jonk. : Glibert, p. 49.
1970 — *Astarte (Digitariopsis) obliquata* Sow. s.l. : Lauriat *in* Ters *et al.*, p. 15.
1970 — *Astarte (Digitariopsis) obliquata obliquata* Sowerby, 1817 : Glibert et Van de Poel, p. 82.

Source : MNHN, Paris

1970 — *Astarte (Digitariopsis) obliquata burtinea* Jonkaire, 1823 : Glibert et Van de Poel, p. 82 (*pro parte*).

1974 a — *Astarte (Digitariopsis) obliquata obliquata* Sowerby, 1817 : Janssen et Van der Slik, p. 58, pl. 41, fig. 104 a-c.

1974 a — *Astarte (Digitariopsis) obliquata burtinea* De la Jonkaire, 1823 : Janssen et Van der Slik, p. 58, pl. 41, fig. 103 a-c.

1981 — *Astarte (Digitariopsis) obliquata obliquata* Sowerby, 1817 : Lauriat-Rage, p. 78, pl. XII, fig. 7.

Gisements :

A. (D.) obliquata obliquata Sowerby a une assez vaste répartition géographique puisqu'on la rencontre dans le Néogène et le Pléistocène nordiques (Angleterre, Belgique et Pays-Bas) ainsi qu'en Atlantique dans divers gisements redoniens, toutefois à l'exclusion de l'Anjou. Citons le cas particulier du Pigeon-Blanc, où elle se caractérise par une très petite taille (population naine) et par une extraordinaire abondance (deux milliers de valves environ).

Basse-Loire — le Pigeon-Blanc (le Landreau, L.-A.) : extrêmement nombreux spécimens nains ; la Gauvinière (Vieillevigne, L.-A.) : assez nombreux spécimens de taille normale ; le Girondor (Boufféré, Vendée) : assez nombreux spécimens de taille normale.

Vendée — Puits Total (Palluau, Vendée) : peu nombreux spécimens de taille normale ; Puits Martineau (Palluau, Vendée) : peu nombreux spécimens de taille normale.

Maine — Beaulieu (Mayenne) : peu nombreux spécimens de taille normale.

Bretagne — Apigné (Moigné, I.-et-V.) : cit.

Cotentin — Gourbesville (Manche) : cit.

Diagnose :

« Sous-espèce d'*A. (D.) obliquata* Sow. dont les valves sont ornées de nombreux cordonnets obliques dès la région umbonale. Ces cordonnets recoupent les zones d'arrêt de croissance (= faibles dépressions ou/et différences de couleur) sans être interrompus. Ils recoupent aussi le bord palléal sur une grande partie de sa longueur ou sur toute sa longueur ».

Introduction :

Comme je l'ai dit précédemment, il n'est pas possible d'établir, ni pour le domaine nordique, ni pour le Redonien (Lauriat *in* Ters *et al.*, 1970, p. 15 et 16), une séparation nette entre l'espèce de la Jonkaire *A. burtini* et l'espèce de Sowerby *A. obliquata*. Cette opinion est en accord avec celle de Glibert (1945), résumée en ces termes : « Comme Nyst l'avait supposé dès 1843 les *A. obliquata* et *burtinea* ne sont que deux formes d'une seule et même espèce ; les extrêmes de la série sont nettement distincts, mais la variabilité est considérable et les intermédiaires nombreux, de sorte qu'il est impossible de tracer des limites nettement définies ». Je pense aussi qu'il s'agit de deux morphotypes extrêmes, l'un à forte convexité et crochet renflé (*A. burtini* Jonk.), l'autre à faible convexité et crochet réduit (*A. obliquata* Sow.). Je regroupe donc toutes ces formes dans une même sous-espèce qui, pour des raison d'antériorité, est *A. (D.) obliquata obliquata* Sow. ; mais je préciserai au cours de la description lorsqu'il s'agira de la variation « *burtini* » (la plus fréquente au Redonien) ou de morphotypes de Sowerby 1817 (principalement à Palluau). A ma connaissance, il n'y a aucune forme de passage entre les spécimens d'*A. (D.) obliquata obliquata* Sow. du Redonien et *A. (D.) obliquata striatula* Desh., sous-espèce endémique de l'Anjou.

Source : MNHN, Paris

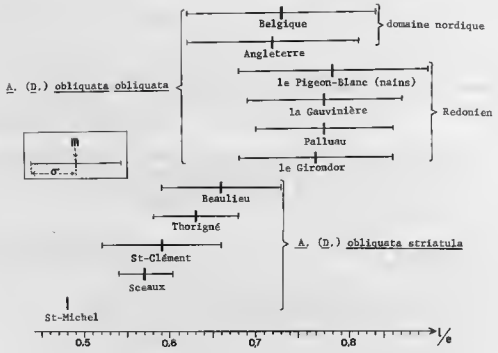


FIG. 24. — Variations du rapport lunule/écusson chez *A. (D.) obliquata*.
l = longueur de la lunule, e = longueur de l'écusson, m = moyenne, σ = écart-type.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

a) POPULATIONS DE TAILLE NORMALE.

Description :

Cette description ne s'applique qu'aux spécimens redoniens. *A. (D.) obliquata obliquata* est toujours plus petite dans le golfe ligérien que dans le domaine nordique (L = 11,5 mm). Elle est beaucoup plus petite que *A. (D.) obliquata striatula* (Pl. XII, fig. 13) et également en dessous de la taille moyenne qui se rencontre dans le sous-genre *Astarte* au Redonien (Pl. XII, fig. 5 et 6). Le test est épais, principalement chez les valves récoltées à Palluau. La forme est triangulaire arrondie, presque équilatérale, conséquence de la positon médiane du crochet et de l'effacement de la troncature anale. La convexité est faible. Le crochet médian, peu saillant, est à peine prosogyre, à pointe tournée vers le milieu des valves. Les bords dorsaux antérieur et postérieur ont à peu près la même longueur ; le bord palléal est bien arrondi, toujours dépourvu de crénelures chez les jeunes individus. La lunule faiblement striée ou lisse est peu excavée, de forme allongée, assez étroite, souvent mal délimitée. L'écusson, un peu plus long que la lunule (Fig. 24), de même largeur, est rectiligne ou faiblement convexe. Les empreintes musculaires sont bien visibles, surtout l'antérieure ; la ligne palléale reste éloignée du bord (Pl. XII, fig. 5-7). L'ornementation comprend de nombreux cordonnets, aplatis au sommet, obliques en avant dès le départ, remontant subitement vers l'arrière en se resserrant sur les bords, recouvrant toute la coquille, séparés par des rainures étroites et profondes. Ces cordonnets ne sont pas regroupés pour former des ondulations régulières ; tout au plus peut-on noter parfois une certaine irrégularité de la surface. Très obliques dès le départ, ils recoupent le bord palléal sur toute sa longueur (Fig. 25 A).

Source : MNHN, Paris

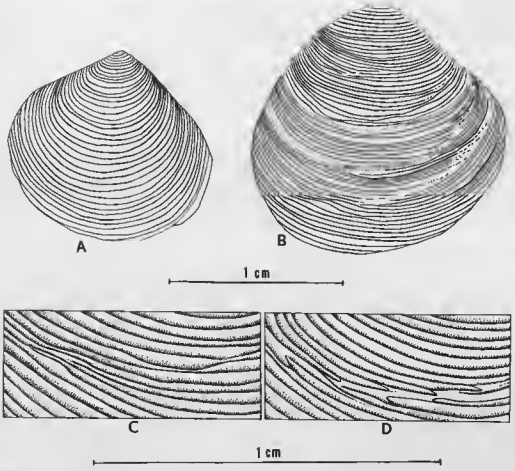


FIG. 25. — L'ornementation chez *A. (D.) obliquata* :

A = *A. (D.) obliquata obliquata* (le Girondor) ; valve gauche.
B = *A. (D.) obliquata striatula* (Saint-Clément) ; valve droite.

— Détail de la modification des cordonnets lors du recoupement d'une zone de croissance chez *A. (D.) obliquata striatula* :

C = rétrécissement et anastomoses des cordonnets.
D = interruption des cordonnets.

Description de la charnière :

Valve droite. AI, moyenne, assez longue, plus élevée vers le sommet, rectiligne, séparée du bord antérieur par une large rainure.

3a, faible, souvent confondue avec le bord lunulaire.

3b, oblique, triédrique, forte, proéminente, irrégulièrement cannelée sur ses faces antérieure et postérieure, entourée de deux fossettes triangulaires et profondes.

5b, faible à moyenne, pointue, bien distincte de la nymphe.

PIII, allongée, étroite, distincte du bord lunulaire.

Valve gauche. AII, allongée, étroite, distincte du bord lunulaire.

2a, oblique, assez forte, pointue, irrégulièrement cannelée sur sa face postérieure, séparée du bord lunulaire par une petite fossette et de 4b par une grande fossette triangulaire et profonde.

4b, oblique, moyenne, plus étroite et moins haute que 2a, irrégulièrement cannelée sur sa face antérieure, séparée de la nymphe par une petite fossette.

PII, allongée, étroite, séparée du bord par une rainure longue et étroite.

Le plateau cardinal est assez épais et garde toujours une forme triangulaire relativement élevée. La nymphe est assez réduite et la fosse ligamentaire bien creusée.

Source : MNHN, Paris

Variations : Les populations d'*A. (D.) obliquata obliquata* de taille normale sont toujours de faible importance dans les gisements où elles ont été récoltées. On ne relève guère de variations notables dans un même gisement ou d'un gisement à l'autre, si ce n'est qu'à Palluau les coquilles se distinguent généralement de celles du Girondor et de la Gauvinière par une plus grande taille, une plus forte épaisseur du test et leurs cordonnets un peu plus larges et surtout plus obliques (Pl. XII, fig. 3-7). La forte épaisseur du test affectant divers Bivalves des gisements de Palluau pourrait être liée à des conditions de milieu particulières.

Rapports et différences :

Les spécimens du Girondor et de la Gauvinière s'accordent assez bien avec les morphotypes nordiques (variation *burtini*) d'*A. (D.) obliquata obliquata*, surtout par leur forme triangulaire arrondie et l'épaisseur assez forte de leur plateau cardinal. En revanche, les spécimens de Palluau s'en distinguent quelque peu par une plus faible convexité et la forte obliquité des cordonnets, caractères qui correspondent bien à *A. (D.) obliquata obliquata* typique.

b) Population naine.

Par leur charnière bien formée, leur ornementation régulière et serrée (Pl. XVI, fig, 1 et 2) et la présence de crénelures sur le bord palléal de très nombreuses valves (Pl. XVI, fig. 3 et 4), je rapporte tous les spécimens du Pigeon-Blanc à une population naine. À l'âge adulte, ces coquilles ont presque toutes la même taille ($\bar{L}$ = 7,2 mm), qu'elles soient crénelées ou non crénelées. Les plus petites d'entre elles, qui correspondent donc à des stades jeunes, ne sont jamais crénelées (Pl. XII, fig. g-10).

Description :

La population naine du Pigeon-Blanc se caractérise par une forme triangulaire arrondie, un test généralement peu épais, une assez forte convexité, un crochet médian et pointu, faiblement prosogyre. Les bords dorsaux antérieur et postérieur sont subégaux, le bord palléal est peu développé. La lunule et l'écusson sont allongés, étroits, lisses et mal délimités. L'écusson peut être très réduit et parfois absent. Les empreintes musculaires sont bien visibles et la ligne palléale est très éloignée du bord. Ces jolies petites coquilles sont ornées de nombreux cordonnets fins et serrés (Pl. XII, fig. 9 et 10), obliques en avant dès le départ et séparés par d'étroites rainures recoupant plus ou moins obliquement le bord palléal. Les stades jeunes ont une ornementation plus lâche et plus oblique (Pl. XII, fig. g).

Description de la charnière : la charnière reste faible et le plateau cardinal réduit, mais les dents 3b, 2a et 4b sont bien développées.

Variations : La population naine du Pigeon-Blanc est homogène : les variations concernant la forme et l'ornementation sont faibles. Lorsque les valves sont nettement plus longues que hautes, l'angle formé par les bords dorsaux reste supérieur à 90°, effaçant le crochet. Ce caractère se retrouve surtout chez les formes typiques d'*A. (D.) obliquata obliquata* (Pl. XII, fig. 9). L'ornementation recoupe alors le bord palléal sur toute sa longueur. Inversement, lorsque les valves sont aussi hautes que longues, les bords dorsaux forment un angle voisin de 90°, caractérisant plutôt le variant « *burtini* » d'*A. (D.) obliquata obliquata* (voir aussi Ten Brock, 1949) (Pl. XII, fig. 10). L'ornementation est souvent moins oblique, les cordonnets recoupant le bord palléal principalement dans sa région antérieure.

Rapports et différences :

En raison de leurs caractères bien définis, les individus nains d'*A. (D.) obliquata obliquata* récoltés au Pigeon-Blanc ne peuvent être confondus avec aucun représentant de petite taille d'une autre espèce d'Astartidae. En revanche, les jeunes nains, de même que les individus jeunes de la forme normale, sont très voisins des stades juvéniles de la sous-espèce endémique de l'Anjou, *A. (D.) obliquata striatula* : cette ressemblance n'est pas surprenante, les caractères distinctifs des deux sous-espèces n'étant pas encore affirmés chez les jeunes (Pl. XII, fig. 3, g et 11).

Source : MNHN, Paris

Astarte (Digitariopsis) obliquata striatula Deshayes, 1830
Pl. XII, fig. 11-17.

Synonymie :

1830 — Astarté striatule. *Astarte striatula*. Nob. : Deshayes, p. 78.
1835 — Crassine striatule. *Crassina striatula*. Desh. : Deshayes *in* Lamarck, p. 259.
1854 — *Astarte striatula*, Desh. : Millet, p. 169.
1881 — *Astarte striatula*. Deshayes, *in* Lamarck : Bardin, p. 26.
1886 — *Astarte striatula* Desh. sp. (*Cassina*) (sic) : Dollfus et Dautzenberg, p. 94 (*pro parte*) ?
1901 — *Astarte Burtini* Lajonkaire (*emend.*) : Dollfus et Dautzenberg, p. 255.
1903 — *Astarte striatula* (Millet) : Couffon, p. 104.
1907 — *Astarte striatula* Desh. : Couffon, p. 161 et 180.
1907 — *Astarte Burtini* Lajonkaire : Couffon, p. 180.
1908 — *Astarte striatula* Desh. : Couffon, p. 51.
1909 — *Astarte Burtini* Lajonkaire (*emend.*) : Dollfus et Dautzenberg, p. 280, pl. XIX, fig. 33 et 34.
1915 — *Astarte obliquata* Sowerby var. *Burtini* de la Jonk. : Couffon, p. 39 (11).
1920 — *Astarte obliquata* Sowerby var. *Burtini* de la Jonk. : Couffon, p. 9.
mss-1920-35 — *Astarte obliquata* Sowerby var. *Burtini* de La Jonk. : Couffon, pl. IV, fig. 96 (manuscrit pouvant être daté entre 1920 et 1935).
1970 — *Astarte (Digitariopsis) obliquata burtinea* Jonkaire, 1823 : Glibert et Van de Poel, p. 82 (*pro parte*).
1981 — *Astarte (Digitariopsis) obliquata striatula* Deshayes, 1830 : Lauriat-Rage, p. 79, pl. XII, fig. 8.

Gisements :

A. (D.) obliquata striatula Desh. est une sous-espèce endémique du Redonien. Elle paraît très limitée géographiquement puisque je ne l'ai rencontrée que dans quelques gisements angevins où elle est bien représentée (populations complètes comprenant des individus jeunes et adultes).

Anjou — St-Michel (M.-et-L.) : peu nombreux spécimens ; Thorigné (M.-et-L.) : nombreux spécimens ; Sceaux (M.-et-L.) : nombreux spécimens ; St-Clément (M.-et-L.) : nombreux spécimens.

Diagnose :

Diagnose originale (voir p. 69). Bien que Deshayes (1830, p. 78) ait écrit au sujet de cette sous-espèce : « jolie coquille, bien distincte de toutes les espèces connues », la diagnose qu'il en a donnée ne fait pas ressortir les caractères particuliers d'*A. (D.) obliquata striatula*. Il est donc nécessaire de compléter cette diagnose.

Diagnose émendée. « Sous-espece d'*A. (D.) obliquata* dont les valves sont ornées de très nombreux cordonnets concentriques dans la région umbonale, devenant ensuite faiblement obliques. Ces cordonnets convergent vers la région antérieure, où ils ont tendance à s'anastomoser et sont interrompus dans les zones d'arrêt de croissance. Ils recoupent le bord palléal dans la région antérieure sur une longueur toujours plus faible que chez *A. (D.) obliquata obliquata* ».

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Description :

A. (D.) obliquata striatula Deshayes a une longueur moyenne de 13,3 mm et elle est la plus grande des *Astarte* du golfe ligérien. Les gisements précités renferment pour la plupart tous les stades

Source : MNHN, Paris

de croissance (longueur maximale = 22,6 mm et longueur minimale = 7,1 mm). Le test est d'épaisseur variable ; les coquilles les plus grandes sont très épaisses. Le contour des valves varie (Pl. XII, fig. 12-17) d'une forme trapézoïdale arrondie (troncature anale bien visible) chez les plus grands spécimens, à une forme plus généralement suborbiculaire (troncature anale effacée). La convexité des valves augmente avec la taille. Le crochet est presque médian, légèrement prosogyre, renflé chez les grands spécimens et faible chez les petits ; la pointe du crochet s'oriente vers l'intérieur des valves. Les bords dorsaux antérieur et postérieur sont de longueur inégale. Le bord palléal est largement arrondi, surtout postérieurement où se dessine parfois une grande troncature anale. Comme chez le sous-genre *Astarte*, le bord palléal des grands spécimens est crénelé et dépourvu de crénelures chez les petits. La lunule est excavée, à peine striée (souvent usée), large, à bord libre concave sur la valve droite et convexe sur la valve gauche, souvent mal délimitée en arrière (surtout chez les jeunes spécimens). L'écusson est convexe, beaucoup plus long que la lunule et de même largeur que celle-ci, plus large en son milieu, parfois mal délimité en arrière. Le rapport lunule/écusson est plus faible que chez *A. (D.) obliquata obliquata* (Fig. 24). Les empreintes musculaires sont faiblement marquées, mais mieux visibles chez les coquilles à test épais. La ligne palléale est toujours éloignée du bord. L'ornementation comprend de fins cordonnets circulaires, aplatis au sommet, remontant en se resserrant sur les bords, très nombreux et serrés, recouvrant toute la coquille, séparés par des rainures étroites et profondes. La surface présente des ondulations régulières correspondant à plusieurs groupements de sept à huit cordonnets. Dans les dépressions (marquées en outre par un changement de couleur), les cordonnets se resserrent et s'interrompent (arrêts de croissance). Bien circulaires au départ et sur une grande partie de la coquille, ils deviennent ensuite obliques et recoupent le bord palléal vers l'avant (Fig. 25 B).

Description de la charnière :

Valve droite. AI, haute dans la charnière, forte, assez courte, courbe, séparée du bord dorsal antérieur par une gouttière large.

3a, faible, souvent confondue avec le bord lunulaire.

3b, verticale, triédrique, proéminente, irrégulièrement cannelée sur ses faces antérieure et postérieure, constituant l'essentiel de la charnière de cette valve, entourée de deux larges fossettes, triangulaires et profondes.

5b, faible à moyenne, pointue.

PIII, assez forte, allongée, confondue avec le bord lunulaire.

Valve gauche. AII, haute dans la charnière, confondue avec le bord lunulaire.

2a, plus ou moins oblique, forte et pointue, irrégulièrement cannelée sur sa face postérieure, séparée du bord lunulaire par une petite fossette triangulaire et profonde, et de 4b par une grande fossette triangulaire et profonde.

4b, plus ou moins oblique, très forte, triédrique, irrégulièrement cannelée sur sa face antérieure, séparée de la nymphe par une petite fossette.

PII, allongée, séparée du bord par une rainure longue et étroite.

Le plateau cardinal est peu épais, conservant toujours une forme triangulaire à faible hauteur et base très large. La nymphe est assez réduite et la fosse ligamentaire bien creusée.

Variations : Cette sous-espèce reste très homogène dans les quelques gisements où elle a été récoltée. On ne relève guère de variations très importantes concernant l'ornementation. Les cordonnets recouvrent toujours la totalité de la coquille ; s'ils sont très rapprochés, les rainures étroites et profondes qui les séparent sont réduites à des stries peu profondes. En revanche, la forme varie avec la taille, mais toujours de la même façon : les spécimens les plus grands prennent une forme trapézoïdale arrondie (Pl. XII, fig. 12 et 13) due principalement au fort développement du crochet ; au contraire, les spécimens de plus petite taille gardent un crochet et une troncature anale effacés, tendant à leur donner une forme suborbiculaire (Pl. XII, fig. 17). De plus, le test est épais et la convexité forte chez les premiers, tandis que les seconds se caractérisent par un test d'épaisseur variable et une plus faible convexité. Ces caractères sont liés à la croissance des individus sauf, en partie, l'épaisseur du test variable chez les coquilles petites et de taille moyenne.

Source : MNHN, Paris

Rapports et différences :

Les spécimens de taille moyenne d'*A. (D.) obliquata striatula* se rapprochent de la forme typique d'*A. (D.) obliquata obliquata* du domaine nordique par leur forme suborbiculaire, leur convexité généralement faible et la faible hauteur du plateau cardinal (Pl. XII, fig. 17) ; mais ils s'en éloignent par des différences dans l'ornementation. En effet, chez *A. (D.) obliquata striatula*, les cordonnets sont plus petits, plus nombreux et toujours circulaires sur la plus grande partie de la coquille, interrompus au niveau des zones d'arrêt de croissance, recoupant le bord palléal dans la région antérieure seulement, alors que chez *A. (D.) obliquata obliquata* ils sont obliques dès le départ, recoupant les zones d'arrêt de croissance ainsi que le bord palléal sur toute sa longueur (Fig. 25).

A. (D.) obliquata striatula (Pl. XIII, fig. 14) ne montre guère de points communs avec *A. (D.) obliquata obliquata* des gisements redoniens de Basse-Loire et Vendée, qui est beaucoup plus petite, de forme triangulaire arrondie, à test épais, à cordonnets assez gros et bien obliques. Seuls les spécimens d'*A. (D.) obliquata striatula* de grande taille, à forte convexité et région umbonale renflée rappellent le variant « *burtini* » d'*A. (D.) obliquata obliquata* du domaine nordique ; mais ils s'en distinguent par la disposition tout à fait concentrique des cordonnets dans la région umbonale, cordonnets qui ne recoupent pas les zones d'arrêt de croissance, et par la forme largement arrondie du bord palléal.

En conclusion, bien que *A. (D.) obliquata striatula* doive être considérée comme une sous-espèce géographique distincte d'*A. (D.) obliquata obliquata*, il est intéressant de constater que les variations morphologiques de la sous-espèce redonienne concernant les contour, convexité, forme du crochet et de la charnière, suivent les variations de la sous-espèce nordique : *A. (D.) obliquata obliquata* (spécimens à faible convexité) et le variant « *burtini* » d'*A. (D.) obliquata obliquata* (spécimens à forte convexité).

Astarte (Digitariopsis) excurrens Wood, 1853[1]

Wood a décrit *A. excurrens* dans le Coralline Crag de Sutton (Angleterre). Cette espèce a été retrouvée dans le Redonien. Wood a donné une diagnose qui s'applique partiellement aux populations du Cotentin et de Basse-Loire ; toutefois ces dernières représentent une variation extrême. D'autres populations concentrées en Anjou (et un spécimen récolté au sud du bassin de Rennes) se rattachent aux précédentes (Couffon, 1907 et 1915 ; Lauriat *in* Margerel *et al.*, 1976), mais s'en distinguent par quelques différences dans la charnière et l'ornementation. Ces populations angevines qui appartiennent bien à *A. (D.) excurrens*, mais représentent une sous-espèce endémique, *A. (D.) excurrens lardeuxi* Lauriat-Rage, me conduisent à modifier la diagnose de Wood qui, de plus, ne s'applique que partiellement à cette espèce puisqu'il ne mentionnait que les individus crénelés.

Diagnose :

Diagnose originale. « Spec. Char. Testa minima, transversa, ovata, subaequilaterali, compressiuscula, striata, striis obliquis utrinque excurrentibus ; umbonibus depressis, marginibus denticulatis ». Coralline Crag, Sutton. (Wood 1853, p. 191, pl. XVII, fig. 9 a-b).

Diagnose émendée. « Coquille de taille moyenne à petite, de forme orbiculaire à transverse, de convexité variable, à crochet généralement faible, à ornementation subconcentrique constituée par des bandelettes comportant un élargissement dont la situation est variable. Ces bandelettes recoupent le bord palléal ».

Interprétation systématique :

Si *A. (D.) excurrens* n'est plus considérée aujourd'hui comme une espèce du sous-genre *Astarte*, il n'en reste pas moins vrai que sa position systématique demeure toujours contestée : elle est placée soit dans le sous-genre *Digitariopsis* créé par Chavan (1952), position adoptée par Glibert et Van de Poel (1970), soit dans le genre *Digitaria*, position adoptée avec doute par Janssen et Van der Slik (1974 a).

Source : MNHN, Paris

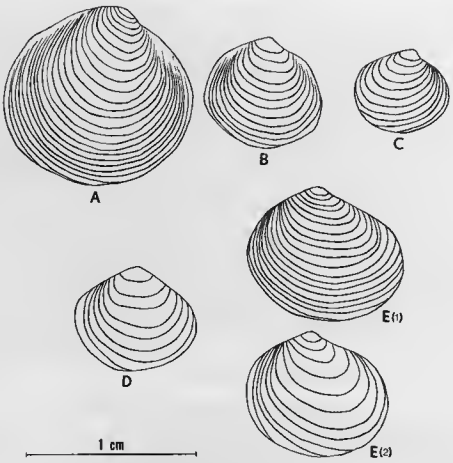


FIG. 26. — L'ornementation chez le sous-genre *Digitariopsis* ; disposition schématique des stries ; valves droites.

A = *Astarte (D.) excurrens excurrens*, race normande (Gourbesville).
B = *Astarte (D.) excurrens excurrens*, race de Basse-Loire (la Gauvinière).
C = *Astarte (D.) excurrens lardeuxi* (St-Clément).
D = *Astarte (D.) gruetl* (St-Clément).
E(1) = *Astarte (D.) forbesi*, ornementation serrée (Sceaux).
E(2) = *Astarte (D.) forbesi*, ornementation lâche (Sceaux).

Par son ornementation oblique faite de bandelettes séparées par d'étroites rainures recoupant le bord palléal, par la faible importance du plateau cardinal et la réduction des dents, par la réduction de l'écusson et la délimitation imprécise de la lunule et surtout de l'écusson, *A. (D.) excurrens* s'accorde bien au sous-genre *Digitariopsis*. *A. (D.) excurrens* s'oppose, par les caractères précités, au sous-genre *Astarte* dont l'ornementation comprend des cordons concentriques séparés par des intervalles, parallèles au bord palléal, un plateau cardinal triangulaire à base élargie, garni de dents bien développées, une lunule et un écusson toujours apparents et bien délimités (voir p. 9 et tabl. I). Cependant on notera que parfois les caractères distinctifs entre les sous-genres *Astarte* et *Digitariopsis* peuvent être atténués : c'est le cas chez *A. (D.) excurrens lardeuxi*, dont la charnière est assez peu différente de celle des autres petites formes redoniennes de l'Anjou appartenant au sous-genre *Astarte*. En définitive, la limite entre les sous-genres *Astarte* et *Digitariopsis* reste mal définie.

Par sa taille généralement petite, son ornementation décentrée et la réduction de sa charnière, *A. (D.) excurrens* présente des points communs avec le genre *Digitaria* ; néanmoins ce dernier se caractérise par l'absence de crénelures sur le bord palléal chez tous les individus, l'opposant au genre *Astarte* dont les valves peuvent être soit crénelées, soit non crénelées. Cependant la forte réduction de la char-

Source : MNHN, Paris

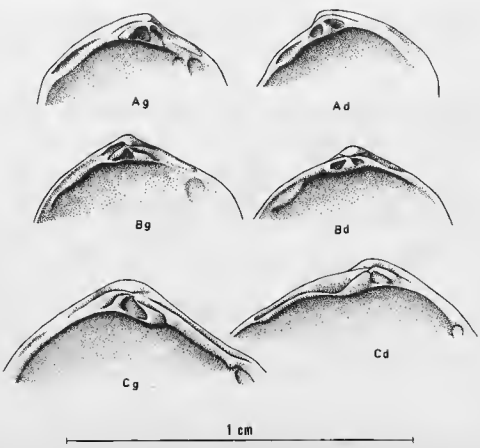


FIG. 27. — La charnière dans le sous-genre *Digitariopsis*.

A = *A. (D.) excurrens lardeuxi* (Saint-Clément).
B = *A. (D.) grueti* (le Pigeon-Blanc).
C = *A. (D.) forbesi* (Saint-Clément).
g = valve gauche
d = valve droite.

nière chez *A. (D.) excurrens excurrens* du Redonien du Cotentin et de Basse-Loire est en faveur d'un rapprochement entre cette sous-espèce et le genre *Digitaria*. De plus, certains spécimens d'*A. (D.) excurrens excurrens*, provenant de la Gauvinière (race de Basse-Loire) montrent une ornementation très proche de *Digitaria burdigalensis* (Deshayes). Donc, la distinction entre le genre *Digitaria* et le sous-genre *Digitariopsis* est tout aussi délicate que la distinction entre les sous-genres *Astarte* et *Digitariopsis*. Malgré ces limites imprécises, je considère qu'en raison du type d'ornementation, de la morphologie de la charnière, de la lunule et de l'écusson, *A. excurrens* doit se rattacher au sous-genre *Digitariopsis* (voir p. 10 ; Fig. 2 et 3 ; tabl. 1).

Suivant les régions, *A. (D.) excurrens* montre de grandes différences morphologiques (taille, contour, ornementation, charnière). Ces différences permettent de distinguer deux ensembles que j'interprète comme deux sous-espèces géographiques : *A. (D.) excurrens excurrens* et *A. (D.) excurrens lardeuxi*. La première se trouve dans des gisements bien ouverts aux influences océaniques (Basse-Loire et Cotentin) ; la seconde occupe l'intérieur du golfe ligérien (Anjou, Bretagne). Des différences mineures chez *A. (D.) excurrens excurrens* conduisent à séparer les spécimens du Cotentin de ceux de Basse-Loire ; je les interprète comme deux races géographiques : l'une normande assimilable — sauf par la taille — aux formes typiques décrites par Wood, l'autre de Basse-Loire (nantaise et vendéenne), plus petite que la première et morphologiquement différente.

Source : MNHN, Paris

Astarte (Digitariopsis) excurrens excurrens Wood, 1853
Pl. XIII, fig. 1-5.

Synonymie :

1853 — *Astarte excurrens*, S. Wood : Wood, p. 191, pl. XVII, fig. 9 a-b.
1886 — *Woodia excurrens*. Wood : Lorié, p. 156, pl. 3, fig. 11.
1906 — *Astarte excurrens* S. Wood (*G. Woodia*, G. D., 1880) : Dollfus, p. 364.
1908 — *Astarte excurrens* Wood : Dollfus, p. 346.
1957 — *Astarte (Digitaria) excurrens* Wood, 1853 : Glibert, p. 8, pl. II, fig. 5.
1958 — *Astarte (Digitaria) excurrens* Wood : Glibert, p. 5.
1970 — *Astarte (Digitariopsis) excurrens* Wood, 1853 : Glibert et Van de Poel, p. 81.
1974 a — ? *Digitaria excurrens* (S. V. Wood, 1853) : Janssen et Van der Slik, p. 61, pl. 43, fig. 110 a-c.
1981 — *Astarte (Digitariopsis) excurrens excurrens* Wood, 1853 : Lauriat-Rage, p. 79, pl. XII, fig. 9.

Gisements :

Race normande — Gourbesville (Manche) : assez nombreux spécimens ; le Mesnil-Vigot (Manche) : un spécimen.

Race de Basse-Loire (nantaise et vendéenne) — le Pigeon-Blanc (le Landreau, L.-A.) : un spécimen ; la Gauvinière (Vieillevigne, L.-A.) : assez nombreux spécimens ; le Girondor (Boufféré, Vendée) : assez peu nombreux spécimens ; Puits Martineau (Palluau, Vendée) : quelques charnières.

Diagnose :

« *A. (D.) excurrens* de forme orbiculaire à transverse, peu convexe, dont la charnière se rapproche de celle du genre *Digitaria*. Ornementation formée de bandelettes plates présentant un élargissement d'importance variable ; l'élargissement se situe vers l'avant ou dans la partie médiane de la valve. Les bandelettes sont soit plus nombreuses dans la région postérieure, soit en nombre égal dans les régions antérieure et postérieure ».

1. — Étude morphologique de la race normande

Description :

La principale caractéristique d'*A. (D.) excurrens excurrens* du Cotentin est sa grande taille (longueur maximale = 10,2 mm), soit deux à trois fois supérieure à celle des spécimens nordiques typiques ($\bar{L}$ = 8,5 mm) (Pl. XIII, fig. 2). Le test est mince, la forme orbiculaire, la convexité moyenne. Le crochet est petit et émoussé, médian, à peine prosogyre, à pointe orientée vers le milieu des valves. Les bords dorsaux se raccordent rapidement aux bords antérieur et postérieur bien arrondis, contribuant ainsi à donner un contour circulaire à la coquille. On n'observe guère de troncature anale : le bord palléal rarement crénelé est parfaitement arrondi. La lunule est courte, étroite, striée, creusée en gouttière (à bord libre recourbé vers le haut). L'écusson est plus long que la lunule, étroit, strié, également creusé en gouttière (en partie surplombé par la nymphe). Le rapport lunule/écusson est très variable. Le coefficient de variabilité (= 100 × écart-type/moyenne) est égal à 21. Par comparaison, chez *A. (D.) obliquata obliquata* Sow et *A. (D.) obliquata striatula* (Desh.), ce même coefficient ne dépasse pas 11. Les empreintes musculaires sont peu profondes. La ligne palléale est très éloignée du bord.

L'ornementation comprend sept (chez le jeune) à dix-huit (chez l'adulte) bandelettes, subconcentriques, beaucoup plus larges au milieu des valves ou vers l'avant (c'est-à-dire au maximum de la convexité de la coquille) que sur les bords, remontant fortement sur les bords, séparées par des rainures

Source : MNHN, Paris

étroites et peu profondes et recoupant le bord palléal (Fig. 26 A). À cause de la positon presque médiane ou antérieure de l'élargissement des bandelettes, on compte soit autant de bandelettes dans les parties antérieure et postérieure de la valve (= élargissement médian), soit plus de bandelettes dans la région postérieure.

Description de la charnière :

Valve droite. AI, haute dans la charnière, assez forte, courte, séparée du bord par une large rainure.
3a, très faible.
3b, assez forte, triédrique, proéminente, parfois creusée par un sillon médian, entourée de deux fossettes triangulaires et profondes.
5b, faible.
PIII, haute dans la charnière, faible, courte.

Valve gauche. AII, haute dans la charnière, assez forte, courte.
2a, très oblique, assez petite, proéminente, séparée de 4b par une fossette triangulaire et profonde.
4b, très oblique, plus longue que 2a, proéminente.
PII, haute dans la charnière, moyenne, courte, séparée du bord par une rainure peu profonde.

Le plateau cardinal est réduit ; la nymphe recouvre la fosse ligamentaire. On note deux charnières inversées.

Variations : La race normande d'*A. (D.) excurrens excurrens* est très homogène ; on ne relève guère de variations d'un gisement à l'autre, ni à l'intérieur de la population de Gourbesville, la seule bien représentée. Notons cependant que les jeunes spécimens (Pl. XIII, fig. 1) se caractérisent par une ornementation très lâche (bandelettes peu nombreuses).

Rapports et différences :

A. (D.) excurrens excurrens, dans les gisements normands du Redonien, est facilement reconnaissable par son ornementation caractéristique (Pl. XIII, fig. 2) tout à fait semblable à celle des spécimens anglais typiques figurés par Wood (1853, pl. XVII, fig. 9). C'est pourquoi il n'y a pas de confusion possible entre cette sous-espèce et tout autre espèce ou sous-espèce redonienne. C'est ainsi que par sa taille plus grande, sa convexité moins forte, l'aspect aplati de son ornementation et la réduction de sa charnière, *A. (D.) excurrens excurrens* se distingue d'emblée de la sous-espèce angevine (Pl. XIII, fig. 1 et 7). En revanche, il n'en est pas de même dans un domaine voisin, le domaine nordique, où les auteurs ne s'accordent pas pour la dénomination de certains spécimens figurés.

En effet, Heering (1950 a, pl. 1, fig. 6) appelle *A. excurrens* une valve que Glibert et Van de Poel (1970) rapportent à *A. (D.) obliquata* Sow. Je pense aussi qu'il s'agit d'*A. (D.) obliquata* et rappelle que Lorié (1886, pl. V, fig. 11) donne une figuration d'*A. (D.) excurrens*, très voisine aussi d'*A. (D.) obliquata*. Par ailleurs, Glibert et Van de Poel (1970) nomment *A. (D.) excurrens* une valve que Heering (1950 a, pl. 1, fig. 7 et 8) a déterminée sous le nom d'*A. pygmaea* (Münster *in* Goldfuss, 1837), celle-ci devenant *A. alternicostata* nov. sp. (*non* Münster) pour Spaink (1972). L'accord est donc loin d'être fait à propos de ces petites espèces qui sont réellement difficiles à déterminer.

2. — Étude morphologique de la race de Basse-Loire (nantaise et vendéenne)

Description :

Je n'indique ici que les caractères différentiels relevés entre cette race et la race précédente.

De taille plus petite que la population de Gourbesville, les spécimens de la Basse-Loire (Pl. XIII, fig. 3-5) sont cependant nettement plus grands que ceux du domaine nordique (L = 6,1 mm). La forme est suborbiculaire et transverse. Le crochet est petit et pointu, tout à fait médian. Les bords dorsaux sont à peu près de même longueur, l'antérieur concave et le postérieur convexe. La lunule est plus

Source : MNHN, Paris

ou moins excavée, très réduite, à bord légèrement relevé, mal délimitée en arrière. L'écusson, un peu plus long que la lunule, est réduit, convexe et mal délimité. Le rapport lunule/écusson est aussi variable que chez la race normande. Le coefficient de variabilité atteint encore 21. L'ornementation est assez oblique, en relation avec la forme transverse de la coquille.

Description de la charnière :

Valve droite. AI, moins haute dans la charnière que chez la race normande, assez forte, courte, séparée du bord par une large rainure.

3a, confondue avec le bord lunulaire.

3b, semblable à 3b de la race normande.

5b, faible.

PIII, faible, parfois confondue avec le bord dorsal postérieur.

Valve gauche. AII, faible ou absente.

2a, oblique, assez petite, proéminente, séparée de 4b par une fossette triangulaire et profonde.

4b, oblique, plus longue que 2a, proéminente.

PII, semblable à PII de la race normande.

Le plateau cardinal est réduit ainsi que la nymphe et la fosse ligamentaire.

Variations : La population de la Gauvinière montre deux variants extrêmes, selon que la hauteur des valves par rapport à la longueur est plus ou moins prédominante (Pl. XIII, fig. 3-5). L'examen de la coquille, de même que la représentation graphique de ses dimensions, conduisent à retenir une cou-

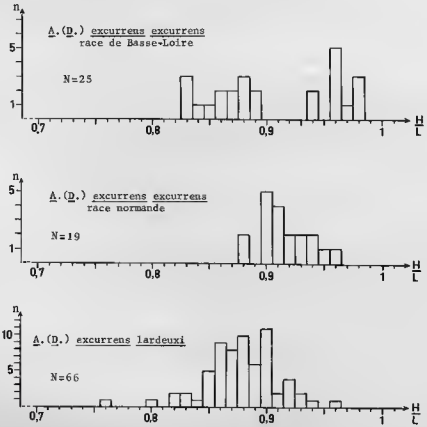


FIG. 28. — Variations du rapport hauteur/longueur chez *Astarte (D.) excurrens*.

n = fréquences,
H = hauteur, L = longueur,
N = nombre total des spécimens.

Source : MNHN, Paris

pure entre les deux lots (Fig. 28). La forme haute (Pl. XIII, fig. 5 ; Fig. 26 B) correspond bien à *A (D.) excurrens excurrens*. La forme longue (Pl. XIII, fig. 3 et 4), plus petite que la précédente, semble devoir se rattacher à cette sous-espèce. Toutefois la population de la Gauvinière est trop peu nombreuse pour se prononcer définitivement sur ce point. Par ailleurs, quelques spécimens peuvent être considérés comme des intermédiaires morphologiques entre les deux variants extrêmes.

À Palluau (Puits Martineau), cette race n'est représentée que par quelques fragments épais. Toutes les Astartidae de Palluau se caractérisent par une forte épaisseur du test, sans doute liée à des conditions locales.

Rapports et différences :

Les spécimens de forme élevée (Pl. XIII, fig. 5), bien que plus transverses que ceux de la race normande, présentent la morphologie caractéristique d'*A. (D.) excurrens excurrens*. Cette forme transverse évoque quelque peu « *Astarte* » *beyschlagi* (Kautsky, 1925, pl. III, fig. 1-4) du Miocène nordique (également figurée *in* Glibert 1945, pl. VI, fig. 4), mais de taille plus petite. Les formes allongées de la race de la Basse-Loire rappellent une petite espèce peu abondante provenant des faluns de Touraine, décrite (1970, p. 81) et figurée (1971, pl. IV, fig. 5) par Glibert et Van de Poel sous le nom d'*A. (D.) ligeriensis*. Mais cette dernière montre une ornementation concentrique et serrée, ce qui n'est jamais le cas chez la race de Basse-Loire d'*A. (D.) excurrens excurrens*. Ces mêmes formes allongées ne sont, à première vue, guère éloignées de *Digitaria burdigalensis* (Deshayes, 1860), (Pl. XIV, fig. 6-9). Mais s'il existe entre cette espèce et *A. (D.) excurrens excurrens* des similitudes dans l'ornementation qui est faite de quelques bandelettes décentrées et assez larges, néanmoins la charnière plus forte et la présence de crénelures sur le bord palléal excluent l'attribution de cette dernière au genre *Digitaria*.

Astarte (Digitariopsis) excurrens lardeuxi Lauriat-Rage, 1980

Pl. XIII, fig. 6-11.

Synonymie :

1905 — *Astarte intermedia* (Mil.) : Couffon, p. 180, fig. 9 de la pl. (valve externe seulement).
1907 — *Astarte excurrens* S. Wood : Couffon, p. 180.
1915 — *Astarte excurrens* Wood : Couffon, p. 39 (11).
1976 — *Astarte (Digitariopsis) excurrens* Wood : Lauriat *in* Margerel *et al.*, p. 93.
1980 — *Astarte (Digitariopsis) excurrens lardeuxi* n. subsp. : Lauriat-Rage, p. 636, fig. 2.
1981 — *Astarte (Digitariopsis) excurrens lardeuxi* Lauriat-Rage : Lauriat-Rage, p. 80.

Gisements :

Anjou — St-Michel (M.-et-L.) : très peu nombreux spécimens ; Noëllet (M.-et-L.) : assez nombreux spécimens ; Sceaux (M.-et-L.) : très peu nombreux spécimens ; St-Clément (M.-et-L.) : nombreux spécimens ; les Pierres-Blanches (Chalonnes, M.-et-L.) : peu nombreux spécimens.

Bretagne — la Groussinière (Rétiers, I.-et-V.) : un spécimen.

Diagnose :

« Sous-espèce plus petite et plus convexe que *A. (D.) excurrens excurrens*. Charnière se rapprochant de celle du sous-genre *Astarte*. Ornementation formée de bandelettes à surface légèrement convexe présentant un élargissement d'importance variable ; l'élargissement se situe dans la partie postérieure de la valve. Les bandelettes sont plus nombreuses dans la région antérieure. Bord palléal avec ou sans crénelures ». (Lauriat-Rage, 1980, p. 636, fig. 2).

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Description du type : (Pl. XIII, fig. 6).

Voir note sur deux Bivalves endémiques du Redonien : Lauriat-Rage, 1980.

Description de la charnière du type :

Valve gauche. AII, faible.

2a, oblique, assez forte et pointue, proéminente, séparée de 4b par une grande fossette triangulaire et profonde.

4b, plus oblique que 2a, longue et étroite, moins proéminente que 2a.

PII, allongée, séparée du bord par une rainure longue et assez étroite.

Charnière d'une valve droite :

AI, assez haute dans la charnière, assez forte et large, séparée du bord par une large rainure.

3a, très faible.

3b, très forte (l'essentiel de la charnière), triédrique, proéminente, entourée de deux fossettes triangulaires et profondes.

5b, faible à très faible.

PIII, plus ou moins allongée, distincte du bord.

Variations : Si la taille et la forme d'*A. (D.) excurrens lardeuxi* ne changent guère dans son gisement principal (St-Clément) (Fig. 26 C ; Pl. XIII, fig. 6-8), on notera ailleurs quelques variations : concernant la taille plus grande à St-Michel (Pl. XIII, fig. 11), la charnière plus faible à Noëllet, ainsi que l'ornementation montrant un élargissement des bandelettes (Pl. XIII, fig. 10). Le rapport lunule/écusson est moins variable que chez *A. (D.) excurrens excurrens*, mais le coefficient de variabilité atteint quand même 16.

Rapports et différences :

Les intermédiaires morphologiques du genre *Astarte* et du genre *Digitaria* évoqués au début de ce travail (voir p. 10) sont bien illustrés par des convergences entre *A. (D.) excurrens lardeuxi* (Pl. XIII, fig. 10), et *Digitaria burdigalensis* (Desh.) (Pl. XIV, fig. 9).

Astarte (Digitariopsis) grueti Lauriat-Rage, 1980

Pl. XIV, fig. 1-3.

Synonymie :

1980 — *Astarte (Digitariopsis) grueti* n. sp. : Lauriat-Rage, p. 634, fig. 1.
1981 — *Astarte (Digitariopsis) grueti* Lauriat-Rage, 1980 : Lauriat-Rage, p. 80.

Gisements :

Basse-Loire — le Pigeon-Blanc (le Landreau, L.-A.) : peu nombreux spécimens.
Anjou — Sceaux (M.-et-L.) : rares spécimens ; St-Clément (M.-et-L.) : peu nombreux spécimens.

Diagnose :

« Coquille de petite taille, à test mince et lisse, de forme triangulaire ovale, à côté antérieur bien développé, à forte convexité et galbe renflé, orné d'une dizaine de larges bandes faiblement décentrées vers l'avant et séparées par des rainures bien gravées. Lunule et écusson réduits. Dent latérale antérieure basse dans la charnière. Bord palléal crénelé ou non crénelé ». (Lauriat-Rage, 1980, p. 634, fig. 1).

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Description du type : (Pl. XIV, fig. 2).

Voir note sur deux Bivalves endémiques du Redonien : Lauriat-Rage, 1980.

Description de la charnière du type :

Valve droite. AI, basse dans la charnière, forte, allongée, séparée du bord par une rainure assez profonde.
3a, très faible.
3b, moyenne, triédrique, peu proéminente, entourée de deux fossettes triangulaires et profondes.
5b, faible.
PIII, assez haute dans la charnière, distincte du bord, assez faible.

Charnière d'une valve gauche :

AIt, basse dans la charnière, plus ou moins allongée, toujours distincte du bord.
2a, presque horizontale, petite, pointue, séparée de 4b par une large fossette triangulaire et assez profonde.
4b, très oblique, petite, plus longue que 2a.
PII, moyenne, allongée, séparée du bord par une rainure bien visible.

Variations : A. (D.) grueti n'est affectée que par des variations mineures concernant surtout la lunule et l'écusson. Jusqu'à présent, les Astartidae de notre étude ont été partagées en catégories appartenant plus particulièrement soit aux gisements de l'intérieur du golfe ligérien, soit aux gisements bien ouverts sur l'océan ; cette répartition géographique se traduit par l'existence de races et sous-espèces (géographiques), elles-mêmes variables. Pour la première fois chez les Astartidae, nous sommes en présence d'une espèce qui ne paraît pas soumise aux conditions de milieu pourtant si différentes dans ces deux catégories de gisements. La grande homogénéité d'*A. (D.) grueti*, espèce endémique et rare, trouvée en Anjou (fond du golfe redonien) et au Pigeon-Blanc (gisement situé dans l'ouverture du golfe), apparaît comme un argument en faveur d'une transgression redonienne unique.

Rapports et différences :

En ce qui concerne l'ornementation (bandes larges) on notera des points communs entre *A. (D.) grueti* (Pl. XIV, fig. 1) et *Digitaria burdigalensis* (Pl. XIV, fig. 6) ; on pourra comparer aussi *A. (D.) grueti* (Pl. XIV, fig. 3) et *A. (D.) forbesi* Wood, 1874 (Pl. XIV, fig. 4), qui toutes deux montrent un plus grand développement du côté antérieur que du côté postérieur (Fig. 26 D et E).

Astarte (Digitariopsis) forbesi Wood, 1874
Pl. XIV, fig. 4 et 5.

Synonymie :

1853 — *Astarte parva*, S. Wood : Wood, p. 192, pl. XVII, fig. 12 a-b (non *A. parva* Lea, 1833).
1868 — *Astarte parva* S. Wood : Dewalque, p. 249.
1868 — *Astarte parva*, Wood : Nyst *in* Omalius d'Halloy, p. 611.
1874 — *Astarte Forbesii*, S. Wood : Wood, p. 140.
1908 — *Astarte parva* Wood : Dollfus, p. 346.
1970 — *Digitaria forbesi* (Wood, 1874) : Glibert et Van de Poel, p. 84.
1974 a — *Digitaria forbesi* (S. V. Wood, 1874) : Janssen et Van der Slik, p. 61, pl. 42, fig. 109 a-b ; pl. 43, fig. 109 c.
1981 — *Astarte (Digitariopsis) forbesi* Wood, 1874 : Lauriat-Rage, p. 80, pl. XII, fig. 10.

Source : MNHN, Paris

Gisements :

Anjou — Sceaux (M.-et-L.) ; un spécimen ; St-Clément (M.-et-L.) : assez peu nombreux spécimens.

Diagnose :

Diagnose originale. « Spec. Char. Testa parva, ovata, transversa, valde inaequilaterali, postice breviore, antice producta, rotundata ; striata, striis obliquis ; umbonibus acutis, prominulis ; margine integerrimo ». (Wood, 1853, p. 192, Tab. XVII, fig. 12 a, b).

Introduction :

La position systématique d'*A. (D.) forbesi* Wood du Pliocène anglais demeure difficile à définir en raison de l'aspect bien particulier de cette coquille. Cette espèce, nommée d'abord *A. parva* par Wood (1853), a ensuite été nommée *A. forbesi* par le même auteur car une *A. parva* avait déjà été nommée par Lea (1833). L'espèce *A. parva* Lea est tout à fait différente d'*A. forbesi* Wood.

A. forbesi ne se rapporte pas, cela est évident, au sous-genre *Astarte* (voir ornementation et charnière ; Fig. 26 et 27). Je ne retiens pas non plus l'attribution au genre *Goodallia* proposé par Dollfus et Berkeley-Cotter, en raison de la forme et de l'ornementation de la coquille. La présence d'une lunule bien formée et d'un écusson variable ainsi que, fréquemment, de crénelures sur le bord palléal est un bon argument pour ne pas classer cette espèce dans le genre *Digitaria* — contrairement à l'opinion de Glibert et Van de Poel (1970) et Janssen et Van der Slik (1974 a) — mais plutôt dans le sous-genre *Digitariopsis* (ornementation décentrée faite de bandelettes recoupant le bord palléal). Les spécimens redoniens d'*A. (D.) forbesi* sont toujours beaucoup plus grands (deux à trois fois) que les morphotypes du domaine nordique. C'est pourquoi je considère que la population de St-Clément doit être classée dans une race atlantique à part.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Description :

La taille sans grande variation d'*A. (D.) forbesi* (L = 9,3 mm) se situe entre celle du sous-genre *Astarte* et celle des toutes petites Astartidae redoniennes. En Anjou, aucune autre espèce de la famille des Astartidae ne se caractérise par les mêmes dimensions. De même, la forme de la coquille est très différente de toutes les autres Astartidae redoniennes, hormis *A. (D.) grueti* ; en effet, le contour ovale fortement transverse a pour conséquence le très grand développement du côté antérieur (Fig. 29). Le test est mince et la convexité assez forte. Le crochet est pointu, assez proéminent, recourbé, bien galbé, médian, faiblement prosogyre, à pointe bien dirigée vers l'intérieur des valves. Les bords dorsaux sont de longueur inégale, l'antérieur rectiligne nettement plus long que le postérieur légèrement convexe. Le bord ventral antérieur est très développé, le bord ventral postérieur comparativement réduit. Le bord palléal est pourvu ou non de crénelures. La lunule est allongée, plutôt étroite, non creusée, lisse et bien délimitée. L'écusson est court, très étroit, parfois réduit à une ligne ou même absent, lisse et mal délimité. Les empreintes musculaires sont grandes et faiblement marquées. La ligne palléale reste toujours éloignée du bord (Pl. XIV, fig. 4 et 5).

L'ornementation comprend dix-huit à vingt bandelettes (Fig. 26 E1), exceptionnellement onze (Fig. 26 E2), plates ou subarrondies, très étroites et assez irrégulières, très décentrées vers l'avant dès le départ, plus larges sur le dos de la coquille que sur les bords, séparées par des rainures peu profondes et recoupant obliquement le bord palléal sur toute sa longueur.

Description de la charnière :

Valve droite. A1, basse dans la charnière, plus ou moins allongée, séparée du bord par une rainure étroite et peu profonde.

3a, très faible ou confondue avec le bord.

Source : MNHN, Paris

3b, oblique, allongée à triédrique, assez forte, très proéminente.
5b, faible.
PIII, confondue avec le bord.

Valve gauche. AII, basse dans la charnière, confondue avec le bord.
2a, basse dans la charnière, très oblique, pointue, étroite, très proéminente, séparée du bord par une petite dépression, séparée de 4b par une fossette profonde et triangulaire.
4b, oblique, assez petite, assez étroite et pointue, séparée de la nymphe par une petite fossette.
PII, courte, séparée du bord par une rainure.

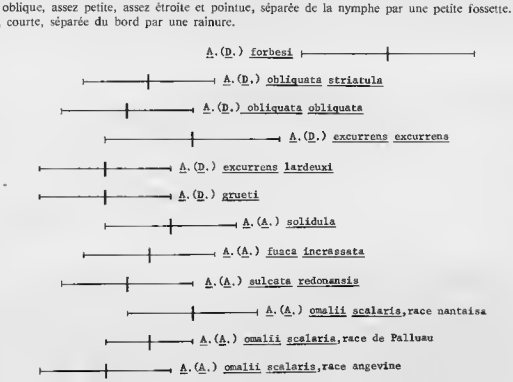


FIG. 29. — Variations du rapport hauteur/longueur chez *Astarte*.

Nota : le rapport H/L chez *A. (D.) excurrens excurrens* ne figure ici qu'à titre indicatif. Ce rapport présente une répartition bimodale très nette chez la race de la Basse-Loire (voir fig. 28) ; la race normande n'a pas été séparée de la race de la Basse-Loire.

H = hauteur, L = longueur, m = moyenne, σ = écart-type.

Variations : Cette espèce, rare au Redonien, ne présente pour ainsi dire pas de variations dans son principal gisement (St-Clément). La taille, la forme et la charnière ne changent guère d'un spécimen à l'autre. Tout au plus peut-on noter quelques petites différences dans l'ornementation qui reste toujours du même type (nombre de bandelettes, leur position décentrée). Seul l'aspect plat ou légèrement arrondi de ces bandelettes varie selon les individus. Il faut mentionner à part une valve provenant de Sceaux, de plus petite taille et ornée de onze bandelettes seulement (Fig. 26 E2).

Rapport et différences :

A. (D.) forbesi est toujours trop grande au Redonien pour être confondue avec *A. (D.) grueti* d'une taille nettement plus petite (Fig. 26 D et E). Toutefois ces deux espèces sont les seules Astartidae

Source : MNHN, Paris

à présenter un côté antérieur très développé, ayant pour conséquence le déplacement vers le bas de la dent latérale antérieure. Leurs charnières sont voisines, toutefois la dent 2a de la valve gauche d'*A. (D.) forbesi* est plus basse dans la charnière que chez *A. (D.) grueti* (Fig. 27 B et C). Mais leur taille, forme et ornementation différentes conduisent d'emblée à les séparer. La partie antéro-ventrale des valves est généralement beaucoup moins arquée chez *A. (D.) grueti* (Pl. XIV, fig. 1-3) que chez *A. (D.) forbesi* (Pl. XIV, fig. 4 et 5). Cette particularité, ajoutée à une déclivité du bord dorsal postérieur souvent plus forte chez *A. (D.) forbesi*, explique que, malgré le grand développement du bord antérieur chez ces deux espèces, le rapport hauteur/longueur apparaît très différent (Fig. 29).

Genre *Digitaria* Wood, 1853

Espèce-type : *Tellina digitaria* Linné, 1758 ;

espèce actuelle (province lusitanienne, Méditerranée comprise).

Digitaria burdigalensis (Deshayes, 1860)

Pl. XIV, fig. 6-9.

Synonymie :

1854 — *Astarte intermedia*, Millet : Millet, p. 169.
1860 — *Woodia Burdigalensis* : Deshayes, p. 791.
1866 — *Astarte intermedia*, Millet : Millet, p. 26.
1873 — *Goodallia Burdigalensis* Desh. : Benoist, p. 60 et 74.
1886 — *Digitaria burdigalensis* Desh. sp. (*Woodia*) (*Lucina digitalis* Bast.) : Dollfus et Dautzenberg, p. 94.
1894 — *Woodia* sp. : Degrange-Touzin, p. 412.
1901 — *Digitaria burdigalensis* Deshayes (*Woodia*) : Dollfus et Dautzenberg, p. 253.
1901 — *Digitaria digitaria* : Dollfus et Dautzenberg, p. 253.
1903 — *Astarte distans* (Millet) : Couffon, p. 104.
1905 — *Astarte intermedia* (Mil.) (*pro parte*) : Couffon, p. 180, fig. 9 de la pl. valve interne, (non valve externe).
1907 — *Digitaria burdigalensis* Desh., var. *intermedia* Millet : Couffon, p. 180.
1908 — *Digitaria burdigalensis* Desh. var. *intermedia* Millet : Couffon, p. 22.
1909 — *Digitaria burdigalensis* Deshayes, sp. (*Lucina*) : Dollfus et Dautzenberg, p. 264, pl. XVIII, fig. 17-24.
1913 — *Astarte (Digitaria) burdigalensis* (Deshayes) : Cossmann et Peyrot, p. 27, pl. I, fig. 58-61.
1920 — *Digitaria Burdigalensis* Deshayes var. intermedia Millet : Couffon, p. 9.
mss-1920-35 — *Digitaria Burdigalensis* Deshayes var. *intermedia* Millet : Couffon, pl. IV, fig. 98 (manuscrit pouvant être daté entre 1920 et 1935).
1970 — *Digitaria burdigalensis* (Deshayes, 1860) : Glibert et Van de Poel; p. 83.
1981 — *Digitaria burdigalensis* (Deshayes, 1860) : Lauriat-Rage, p. 81, pl. XII, fig. 11.

Gisements :

Anjou — Sceaux (M.-et-L.) : peu nombreux spécimens ; St-Clément (M.-et-L.) : peu nombreux spécimens ; les Pierres-Blanches (Chalonnes, M.-et-L.) : peu nombreux spécimens ; Beugnon (Brigné, M.-et-L.) : un spécimen.

Cotentin — Gourbesville (Manche) : cit.

Source : MNHN, Paris

Diagnose :

Le nom de *burdigalensis* a été employé pour la première fois par Deshayes (1860) qui a dénommé ainsi des spécimens du Miocène d'Aquitaine ; il considérait qu'ils étaient différents de *D. digitaria* connue du Pliocène à l'Actuel. Il n'a donné ni description, ni figure. Ce n'est qu'en 1873 que Benoist a donné une description (sans figure) de cette espèce. Par la suite, Cossmann et Peyrot ont admis que la description de Benoist s'appliquait bien aux spécimens appelés *burdigalensis* par Deshayes. Rien ne vient contredire cette opinion. Mais il faut remarquer que cette description est imprécise et peut finalement s'appliquer aussi à *D. digitaria*.

Diagnose originale. « Coquille ovale transverse, équivalve, presque équilatérale, à bords non crénelés et parfaitement close, couverte de stries excentriques profondes, charnière portant sur la valve droite deux dents divergentes, séparées par une fossette triangulaire et, sur la valve gauche, une dent triangulaire forte, creusée par un sillon très visible. Dents latérales faibles, mais très visibles. Ligament devant s'insérer sur une très petite nymphe, bien séparée par un sillon. Impressions musculaires triangulaires. Impression palléale entière » (Benoist, 1873, p, 74).

Malgré des lacunes, cette description a été utilisée par de nombreux auteurs comme une véritable diagnose. Il est nécessaire de donner une diagnose précise.

Diagnose émendée. « Coquille subelliptique, à bord antérieur allongé, à test mince et assez forte convexité. Ornementation composée de dix à douze bandelettes decentrées vers l'avant, plus larges dans la région umbonale que dans la région palléale ; quelques bandelettes seulement recoupent le bord palléal ».

Introduction :

D. burdigalensis (Deshayes) est une espèce à répartitions géographique et stratigraphique limitées. On la trouve dans le Miocène de l'Atlantique français (bassin d'Aquitaine et bassin de la Loire) et elle se prolonge au Redonien dans le golfe ligérien. Elle est également citée à Gourbesville. Comme j'ai eu l'occasion de le souligner plusieurs fois, l'Anjou, par sa position éloignée de l'océan, paraît avoir mieux conservé les conditions de milieu de la mer helvétienne. Cette espèce, à ornementation variable (nombre de bandelettes, aspect plus ou moins oblique de ces bandelettes), peut à la limite être confondue avec une espèce voisine, *D. digitaria* (Linné, 1758) du Néogène récent d'Europe, abondante dans le Redonien de Basse-Loire et du Cotentin et connue aussi, bien qu'en faible nombre, du Redonien d'Anjou. Les deux espèces coexistent parfois dans un même gisement et sont alors soit nettement séparables, soit reliées entre elles par des termes de passage.

Historique et discussion :

L'existence de ces termes de passage morphologiques a conduit jadis Millet (1866) à distinguer deux espèces, *Astarte intermedia* et *Astarte distans*, pour lesquelles il a donné deux brèves descriptions qui, à elles seules, ne permettent pas de reconnaître ces espèces parmi d'autres, les petites formes étant très nombreuses dans le Redonien d'Anjou. Plus tard, Couffon (1905) a conservé les deux espèces de Millet, qu'il a contradictoirement mises en synonymie avec *Woodia burdigalensis* (Desh.), espèce placée aujourd'hui dans le genre *Digitaria*. Couffon n'a pas modifié la description d'*A. intermedia* Millet dont les stries sont qualifiées de concentriques, ce qui est faux, car elles sont toujours plus ou moins décentrées. En revanche, il a apporté quelques changements à la description d'*A. distans* Millet en insistant sur l'aspect oblique des stries qui recoupent le bord palléal. Ainsi révisées et grâce aux figurations de Couffon, nous voyons qu'il s'agit de deux formes différentes, en l'occurrence de deux espèces, *Digitaria burdigalensis* (Deshayes) et *Digitaria digitaria* (Linné). En effet, si l'on compare des spécimens de *Digitaria* provenant du Redonien des Pierres-Blanches, exemple choisi par Couffon, il est facile de reconnaître les deux termes extrêmes ; la première catégorie se rapporte à *D. burdigalensis* (Desh.) caractérisée par une ornementation simplement décentrée, tandis que la deuxième catégorie comprend des coquilles à ornementation très oblique vers l'avant et correspond à *D. digitaria* (L.).

Il faut remarquer que Couffon n'a pas tenu compte de *D. digitaria* dont il semble ignorer l'existence et a seulement admis deux variations de *D. burdigalensis*, l'une *A. distans*, l'autre *A. intermedia*,

Source : MNHN, Paris

comme il l'a indiqué une seconde fois dans un manuscrit (1920-35) à propos de deux figures (Pl. IV, fig. 97 et 98) que j'attribue, l'une à *D. digitaria* et l'autre à *D. burdigalensis*. La difficulté intervient lorsqu'il s'agit de déterminer les spécimens intermédiaires et pour cela je renvoie aux figures 9 et 10 de la planche de Couffon (1905). Je rapporte sans hésitation la première valve (fig. 10 : *A. distans*) à *D. digitaria* en raison de sa forme orbiculaire et de son ornementation serrée et très oblique vers l'avant. On ne peut se prononcer sur la deuxième valve (face interne). La troisième valve présente une ornementation moins oblique que la première ; néanmoins les bandelettes sont nombreuses, serrées et recoupent le bord palléal sur toute sa longueur. Ce type d'ornementation moins oblique que chez *D. digitaria* et plus oblique que chez *D. burdigalensis* est fatalement source d'hésitation. Mais la forme suborbiculaire de la valve ainsi que le faible développement du bord antérieur permettent de rattacher cette figure à *D. digitaria*. La figure 9 (valve interne), rapportée par Couffon à *A. intermedia*, correspond à une valve de *D. burdigalensis* en raison de sa forme elliptique, de l'allongement du côté antérieur et de l'extrême réduction de la charnière. La dernière valve (face externe) ne peut être attribuée à *D. burdigalensis*, l'ornementation étant déjetée vers l'arrière ; il s'agit, à mon avis, d'*A. (D.) excurrens lardeuxi*. L'examen de la charnière de cette valve ainsi que la présence éventuelle de crénelures sur le bord palléal confirmeraient la détermination.

Les faibles différences qui séparent à la limite *D. burdigalensis* et *D. digitaria* ont conduit Cossmann et Peyrot (1913) à envisager l'éventuelle fusion des deux espèces, *D. burdigalensis* devant alors être rattachée à *D. digitaria* dont elle serait une mutation. Je pense aussi que ces deux espèces sont très proches et qu'il existe peut-être des relations phylétiques entre elles. *D. burdigalensis*, présente au Miocène, se prolonge dans le Redonien d'Anjou et pourrait alors être mise en parallèle avec *Astarte solidula* Desh. qui tiendrait la même place stratigraphique et peut-être phylétique. Le relais au Pliocène serait tenu par *D. digitaria* (coexistant parfois avec l'espèce ancestrale) et qui se comporterait comme *A. fusca* (voir p. 47 et 55). Par ailleurs, Dollfus et Berkeley-Cotter (1909) considèrent qu'une forme allongée provenant du Crag anglais, figurée par Wood (1853, pl. XVII, fig. 8d) correspond à une variété *burdigalensis* (décrite par Benoist, 1873), qui se rattache à *D. digitaria*. À ma connaissance, *D. burdigalensis* n'est pas présente dans le domaine nordique. La figure 8d de Wood représente tout simplement une forme allongée de *D. digitaria*. On ne note pas de différence dans l'ornementation des valves c et d de la figure 8.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Description :

D. burdigalensis (L = 6,1 mm), représentée au Redonien par une dizaine de spécimens, est une petite espèce dont la longueur ne dépasse pas 6,5 mm. Le test est mince, la forme subelliptique et la convexité forte. Le crochet est très petit et émoussé, médian, orienté vers le milieu des valves et dont la pointe vient au contact de la dent 3b de la valve droite. Les bords dorsaux sont subarrondis. On ne note pas de troncature anale et le bord palléal toujours dépourvu de crénelures est plus développé postérieurement. La lunule et l'écusson sont absents. Les empreintes musculaires sont peu visibles et la ligne palléale est très éloignée du bord.

L'ornementation est faite de dix à douze bandelettes plates, décentrées vers l'avant, remontant en se resserrant brusquement vers l'avant et vers l'arrière, séparées par des stries étroites et bien gravées, et demeurant presque parallèles au bord palléal qu'elles recoupent trois ou quatre fois seulement (Pl. XIV, fig. 6-9).

Description de la charnière :

Valve droite. AI, petite, séparée du bord par une raimure bien visible.
3a, très faible.
3b, tridrique, proéminente, parfois parcourue par un sillon, entourée de deux petites fossettes profondes.
PIII, très faible, confondue avec le bord.

Source : MNHN, Paris

Valve gauche. AII, bien visible, allongée.
2a, étroite, proéminente, séparée de 4b par une fosselte triangulaire et profonde.
4b, faible.
PII, allongée, séparée du bord par une rainure.

Le plateau cardinal est très réduit ainsi que la nymphe et la fosse ligamentaire.

Variations : D. burdigalensis ne présente que de faibles variations. La forme demeure toujours elliptique. Seule l'ornementation varie un peu selon que les bandelettes sont plus ou moins resserrées et obliques dans la région inférieure de la coquille (Pl. XIV, fig. 6 et 7). L'espèce de Millet, *Astarte distans*, contrairement à l'opinion de Couffon, fait déjà partie des variations de *D. digitaria*.

Rapports et différences :

Selon Couffon, *D. burdigalensis* est une vaste espèce qui comprend deux variations, *A. intermedia* Millet et *A. distans* Millet. Je considère que si *A. intermedia* répond bien à la définition de *D. burdigalensis* (fig. Couffon, 1905 et 1920-35), en revanche *A. distans* doit être rapportée à *D. digitaria* (voir p. 89).

Au premier abord l'ornementation de *D. burdigalensis* (Pl. XIV, fig. 9) est parfois très voisine de celle d'*A. (D.) excurrens lardeuxi* (valve gauche, non *A. intermedia in* Couffon, 1905, fig. 9 de la pl.). Toutefois, chez *D. burgalensis* les bandelettes sont décentrées vers l'avant ; de plus, la lunule et l'écusson sont absents, le plateau cardinal est réduit à une bande arquée et le bord palléal reste non crénelé. En revanche, chez *A. (D.) excurrens lardeuxi* les bandelettes sont décentrées vers l'arrière, la lunule et l'écusson sont bien visibles, le plateau cardinal a une forme triangulaire à base élargie et le bord palléal peut être orné de crénelures. *D. burdigalensis* (Pl. XIV, fig. 6) se rapproche aussi de *A. (D.) grueti* (Pl. XIV, fig. 1), car toutes deux présentent une ornementation peu serrée. Néanmoins chez *A. (D.) grueti* les stries sont très espacées et divisent la surface de la coquille en quelques bandes seulement, alors que chez *D. burdigalensis* l'ornementation n'est jamais aussi lâche. Par ailleurs, le galbe d'*A. (D.) grueti* est toujours plus fort que celui de *D. burdigalensis*.

Digitaria digitaria (Linné, 1758)

Pl. XIV, fig. 10-18 ; Pl. XV, fig. 1-9.

Synonymie :

1758 — *Tellina digitaria* : Linné, p. 677, n° 56.
1835 — *Lucina curviradiata* : Nyst, p. 6, pl. 1, fig. 20.
1853 — *Astarte digitaria*, Linnaeus : Wood, p. 190, pl XVII, fig. 8 a-d.
1854 — *Astarte distans*, Millet : Millet, p. 169.
1866 — *Astarte distans*, Millet : Millet, p. 26.
1867 — *Woodia digitaria* Linné : Weinkauff, p. 126 et 296.
1868 — *Woodia (Venus) digitaria* L. : Nyst *in* Omalius d'Halloy, p. 613.
1868 — *Woodia (Tellina) digitaria* : Nyst *in* Omalius d'Halloy, p. 615.
1873 — *Woodia digitaria* : Wood, p. 141, pl. X, fig. 8a.
1878-81 — *Woodia digitaria*, Linné ; Nyst, p. 201, pl. XXII, fig. 4 a-g
1881 — *Astarte digitaria*, Linn. : Vasseur, p. 379.
1886 — *Woodia digitaria*. Linn. : Lorié, p. 157, pl. 3, fig. 12.
1893 — *Woodia digitaria* L. : Pantanelli, p. 161.
1904 — *Digitaria digitaria* L., sp. : Dollfus, p. 658.
1905 — *Astarte distans* (Mil.) : Couffon, p. 180, fig. 10 de la pl.
1906 — *Digitaria digitaria* L. sp. (*Tellina*) : Dollfus, p. 363.
1907 — *Digitaria digitaria* Linné sp. (*Tellina*) : Dollfus, p. 309.
1907 — *Digitaria burdigalensis* Desh., var. *distans* Millet : Couffon, p. 180.

Source : MNHN, Paris

1908 — *Digitaria digitaria* Linné sp. (*Tellina*) : Dollfus, p. 345.
1908 — *Digitaria burdigalensis* Desh., var. *distans* Millet : Couffon, p. 22.
1909 — *Lucina (Digitaria) digitaria* Linné sp. (*Tellina*) : Dollfus et Berkeley-Cotter, p. 37, pl. III, fig. 23-24.
1913 — *Astarte (Digitaria) digitaria* (Linné) ; var. ? Cossmann et Peyrot, p. 28, pl. II, fig. 1-4.
1915 — *Digitaria Burdigalensis* Desh. var. *distans* Millet : Couffon, p. 39 (11).
1920 — *Digitaria Burdigalensis* Deshayes var. *distans* Millet : Couffon, p. 9.
mss-1920-35 — *Digitaria Burdigalensis* Deshayes var. *distans* Millet : Couffon, pl. IV, fig. 97 (manuscrit pouvant être daté entre 1920 et 1935).
1921 b — *Digitaria digitaria* L. sp. : Kerforne, p. 52.
1949 — *Astarte (Digitaria) digitaria* (Linné, 1758) : Ten Broek, p. 128, pl. VII, fig. 26 et 27.
1950 — *Astarte digitaria* Linné : Nicklès, p. 184, fig. 342.
1950 a — *Astarte (Digitaria) digitaria* (Linné, 1758) : Heering, p. 81, pl. I, fig. 15 et 16.
1957 — *Astarte (Digitaria) digitaria* Linné, sp. 1758 : Glibert, p. 9.
1958 — *Astarte (Digitaria) digitaria* (L.) : Glibert, p. 5.
1959 — *Woodia (Digitaria) digitaria* Linné : Zbyszewski, p. 78.
1960-63 — *Astarte (Digitaria) digitaria* (Linné, 1758) : Malatesta, p. 335, pl. XV, fig. 4.
1962 — *Astarte digitaria* (Linné) : Pasteur-Humbert, p. 38, pl. XV, fig. 55.
1962 — *Digitaria digitaria* (L.) : Glibert, p. 49.
1970 — *Digitaria digitaria* (L.) : Lauriat *in* Ters *et al.*, p. 15.
1970 — *Digitaria digitaria* (Linné, 1758) : Glibert et Van de Poel, p. 84.
1974 a — *Digitaria digitaria* (Linné, 1758) : Janssen et Van der Slik, p. 60, pl. 42, fig. 108 a-c.
1976 — *Digitaria digitaria* (Linné) : Lauriat *in* Margerel *et al.*, p. 93.
1981 — *Digitaria digitaria* (Linné, 1758) : Lauriat-Rage, p. 81, pl. XII, fig. 12.

Gisements :

Basse-Loire et Vendée — le Pigeon-Blanc (le Landreau, L.-A.) : nombreux spécimens ; la Gauvinière (Vieillevigne, L.-A.) : assez nombreux spécimens ; le Girondor (Boufféré, Vendée) : assez nombreux spécimens ; le Gué-au-chaud (Palluau, Vendée) : quelques spécimens ; Puits Martineau (Palluau, Vendée) : quelques spécimens.

Ile d'Oléron — la Morelière (St-Denis-d'Oléron, Ch.-M.) : quelques spécimens.

Anjou et Maine — Beaulieu (Mayenne) : rares spécimens ; St-Michel (M.-et-L.) : quelques spécimens ; Thorigné (M.-et-L.) : un spécimen ; Sceaux (M.-et-L.) : rares spécimens ; les Pierres-Blanches (Chalonnes, M.-et-L.) : peu nombreux spécimens.

Bretagne — Apigné (Moigné, I.-et-V.) : cit.

Cotentin — Gourbesville (Manche) : nombreux spécimens.

Diagnose :

Diagnose originale. « Testa subglobosa, pallida, cincta striis obliquis uniformibus. Striae transverse, sed pulchre obliquae, sensim desinentes ad marginem exteriorem uti striae in apice digitarum, unde apparet spiraliter striata » (Linné, 1758, p. 677).

La diagnose de Linné met bien en évidence l'ornementation divergente de cette espèce. Toutefois, je la complète et la modifie un peu, compte tenu de l'aspect souvent irrégulier des bandelettes chez les populations fossiles, ainsi que de l'ornementation lancéolée caractéristique de la quasi-totalité des spécimens de Gourbesville.

Diagnose émendée. « Coquille suborbiculaire, à test mince, à convexité variable, ornée soit de bandelettes plus ou moins nombreuses, régulières et obliques, recoupant le bord palléal sur toute sa longueur, soit de bandelettes en forme de lancéoles toujours peu nombreuses et plus ou moins déjetées vers l'avant. Lunule et écusson absents. Bord palléal non crénelé. Charnière réduite ».

Source : MNHN, Paris

1. — Étude morphologique de la forme non lancéolée

Description :

Encore connue actuellement, *Digitaria digitaria* (L.) est une espèce de petite taille ($\bar{L}$ = 5,6 mm), à test mince, de forme suborbiculaire à subtriangulaire, à convexité assez forte. Le crochet est très petit et émoussé, médian, orienté vers le milieu des valves et dont la pointe vient au contact du sommet des dents (Fig. 2 C). Les bords dorsaux subégaux, plus ou moins convexes et parfois recourbés vers l'extérieur, contribuent à donner une forme subarrondie à la majeure partie des coquilles. On ne note pas de troncature anale et le bord palléal, toujours dépourvu de crénelures, est plus développé postérieurement. La lunule et l'écusson sont absents (Fig. 3 C). Les empreintes musculaires sont peu visibles et la ligne palléale est très éloignée du bord. L'ornementation est faite de bandelettes plates, en nombre variable (dix à vingt selon leur largeur), très obliques vers l'avant, remontant en se resserrant vers l'arrière où elles présentent parfois un aspect treillissé, séparées par des stries étroites et bien gravées et recoupant plusieurs fois le bord palléal sur toute sa longueur (Pl. XIV, fig. 10-18). Le feston parfois dessiné sur le bord palléal (Pl. XIV, fig. 13), lorsque les bandelettes et les stries sont très serrées et très obliques, correspond à l'aboutissement de ces bandelettes et stries, n'ayant aucun rapport avec les crénelures, absentes dans le genre *Digitaria*.

Remarque.

L'observation au microscope électronique à balayage de la surface externe de coquilles de *D. digitaria* provenant de la Morelière et du Pigeon-Blanc, en utilisant des grossissements croissants de 360 à 2 000, permet de voir qu'il existe une microstructure de l'ornementation. En effet, la surface externe est entièrement et finement ponctuée (Pl. XV, fig. 8 et 9), avec plus ou moins de netteté (usure, recristallisation dans les stries, vallonnements irréguliers des bandelettes). Cette multitude de petites excavations circulaires présente un alignement serré et régulier, allant du crochet au bord palléal et recoupant perpendiculairement les vallonnements des bandelettes qui, eux, sont parallèles (mais discontinus) au sens d'accroissement du test. Les stries recoupent, tout au long de leur trajet, donc plus ou moins obliquement, les vallonnements des bandelettes, parfois visibles à l'œil nu, sans les modifier. Il semble même que les vallonnements d'une bandelette traversent une strie et se poursuivent sur la bandelette voisine. Ces remarques préliminaires appellent dans l'avenir une étude plus approfondie.

Description de la charnière :

Valve droite. AI, rarement absente, courte ou assez allongée, séparée ou non du bord par une rainure.
3a, absente ou très faible.
3b, moyenne, triédrique, proéminente, entourée de deux petites fossettes profondes.
5b, généralement absente.
PIII, petite et faible.

Valve gauche. AII, faible.
2a, très oblique, petite, pointue, proéminente, séparée de 4b par une fossette triangulaire assez profonde.
4b, très oblique, petite, plus longue et moins proéminente que 2a.
PII, petite, assez allongée, séparée du bord par une rainure bien visible.

Variations : D. digitaria varie quelque peu d'un gisement à l'autre, tant par sa forme que par son ornementation (Pl. XIV, fig. 10-18). Par ailleurs, en Anjou, elle présente des termes de passage morphologiques (Pl. XIV, fig. 10) avec une espèce très voisine, *D. burdigalensis* (Desh.) (Pl. XIV, fig. 9). Le contour des coquilles ne varie guère d'un gisement à l'autre et encore moins à l'intérieur d'un même gisement. La plupart des spécimens se présentent sous une forme orbiculaire plus ou moins elliptique. Toutefois, à Palluau, on remarque des individus orbiculaires voisinant avec des formes subtriangulaires. L'ornementation très variable, serrée ou desserrée, est toujours caractéristique de l'espèce. Seuls les spécimens angevins à ornementation faiblement oblique restent difficiles à dépar-

Source : MNHN, Paris

tager et peuvent conduire à une confusion entre *D. digitaria* et *D. burdigalensis*. Les populations les plus semblables proviennent de l'Anjou et du Pigeon-Blanc. Dans ces deux cas, les coquilles montrent une ornementation serrée, recoupant obliquement le bord palléal (= *Astarte distans* Millet). La nombreuse population du Pigeon-Blanc permet de retenir deux types d'ornementation très voisins en fonction de la convexité des valves. En effet, on distingue les individus jeunes à faible convexité et ornementation très oblique et les spécimens adultes à forte convexité et ornementation peu oblique, principalement au voisinage du bord palléal ; dans ce dernier cas, on remarque que les stries qui séparent les bandelettes ne sont pas vraiment parallèles mais soumises à toutes sortes de déformations (Pl. XIV, fig. 13 et 14).

Chez les spécimens récoltés au Girondor, à la Gauviniére et en partie à Palluau (Puits Martineau), l'ornementation prend un aspect treillissé dans la région supéro-postérieure, là oú les bandelettes remontent brusquement en se resserrant. Il est intéressant de noter que ce même type d'ornementation se rencontre chez des spécimens issus du Plio-Pléistocène hollandais. Les trois gisements redoniens précités montrent à cet égard des affinités avec le domaine nordique. C'est à Palluau que l'ornementation est la plus variable : un spécimen présente des bandelettes étroites et fortement obliques, tandis que la plupart des coquilles montrent de larges bandelettes (Pl. XIV, fig. 16 et 17). Dans ce cas, la région antérieure des valves est lisse et les stries sont très obliques. Une telle ornementation se rencontre aussi chez les spécimens du Gué-au-chaud (prés Palluau) et d'Oléron (la Morelière), oú l'espacement des stries est encore plus grand. On note une similitude entre ces derniers et une figuration de Wood (1874, pl. X, fig. 8b) se rapportant à une variété *hoptonensis* de *D. digitaria* du Middle Glacial, c'est-á-dire du Pléistocéne. La Morelière, gisement pourtant le plus méridional, montre lui aussi des affinités avec le domaine nordique. Ces affinités ne sont pas seulement d'ordre paléobiogéographique (refroidissement de l'Atlantique au Pliocène) mais également stratigraphique (ressemblances morphologiques avec des spécimens de la même espéce provenant du Plio-Pléistocène).

Rapports et différences :

D. digitaria étant trés voisine de *D. burdigalensis*, de nombreuses confusions entre ces deux espéces ont été faites par plusieurs auteurs, principalement par Couffon (voir p. 89). Comme l'ont souligné Glibert et Van de Poel (1970), je résume ici les caractéres différentiels des deux espéces : nous retiendrons que *D. digitaria* est ornée de bandelettes plus obliques que *D. burdigalensis* ; de plus, chez la premiére, le côté antérieur est plus court et la forme plus haute que chez la seconde.

2. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DE *Digitaria digitaria* FORMA *lanceolata*

Introduction :

À Gourbesville, parmi la nombreuse population de *Digitaria*, deux spécimens seulement se rapportent à *D. digitaria* typique ; l'un, d'âge adulte, montrant une forte convexité et une ornementation serrée et assez oblique, est tout à fait assimilable aux spécimens de l'Anjou et du Pigeon-Blanc (= *Astarte distans* Millet) ; l'autre est un stade juvénile à ornementation desserrée. Tout le reste de la population se caractérise par une ornementation lancéolée (Pl. XV, fig. 1-7), inconnue à ma connaissance de toute autre provenance.

Si dans le genre *Astarte* l'ornementation constitue un caractère primordial, chez *Digitaria* il n'est pas possible d'apprécier l'importance de sa valeur. Il est donc difficile d'interpréter les différences qui séparent la population de Gourbesville des autres populations (Fig. 30). Les différences relevées dans l'ornementation, bien que particuliérement marquées, ne paraissent pas trés importantes. En effet, les coquilles de Gourbesville présentent de nombreux points communs avec celles des autres gisements à *Digitaria* : taille, forme, épaisseur du test, convexité et charniére (Pl. XIV, fig. 13b et Pl. XV, fig. 4b). C'est pourquoi il ne me paraît pas possible de considérer qu'il s'agit de deux espéces différentes. D'autre part, la présence simultanée de formes typiques — rares il est vrai — et de ces nombreux indi-

Source : MNHN, Paris

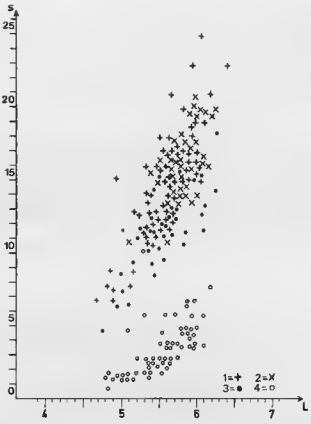


FIG. 30. — Variations du nombre de stries en fonction de la taille chez *Digitaria digitaria* et *D. digitaria* forma *lanceolata*.
1, 2 et 3 = *D. digitaria* (1 : le Pigeon-Blanc ; 2 : la Gauvinière ; 3 : le Girondor). — 4 = *D. digitaria* forma *lanceolata* (Gourbesville).
L = longueur (en mm), s = nombre de stries recoupées sur la hauteur.

vidus lancéolés ne me permet pas de retenir les seconds comme une sous-espèce géographique de *D. digitaria* car deux sous-espèces géographiques d'une même espèce ne peuvent se trouver en un même point (Mayr, 1974). Je n'utilise pas non plus le terme de race que j'ai seulement employé comme division infrasubspécifique chaque fois que les populations d'une sous-espèce présentaient entre elles des différences morphologiques notables selon un gradient lié à leur situation géographique. Cependant, il paraît nécessaire de traduire cette différence ; c'est pourquoi je propose, au moins provisoirement, de nommer ces coquilles forma *lanceolata*. Pour connaître la signification exacte de cette différence morphologique, il faudrait retrouver cette forme dans d'autres gisements.

Description :

Ces petites coquilles (L = 5,5 mm), de forme subelliptique, à côté antérieur peu développé et à charnière de *D. digitaria* typique, se caractérisent par une ornementation tout à fait particulière, faite de plusieurs lancéoles emboîtées, dont les plus éloignées du sommet recoupent, des deux côtés, le bord palléal (Pl. XV, fig. 1-5). L'aspect lancéolé provient d'une angulation brutale de toutes les stries en même temps, entre le bord antérieur et la région médiane des valves. L'angulation est d'autant plus prononcée que les pointes des lancéoles sont situées près du milieu des coquilles (Pl. XV, fig. 4). Inversement, les stries sont faiblement brisées lorsque l'angulation se produit très antérieurement. À la limite, l'angulation est si proche du bord et si atténuée que l'ornementation de quelques valves dites lancéolées rejoint à peu de chose près celle de *D. digitaria* typique (Pl. XV, fig. 1). Ajoutons que

Source : MNHN, Paris

l'orientation des lancéoles est indépendante de l'âge des individus ; toutefois, les quelques stades intermédiaires entre la forme typique et la forme lancéolée sont toujours des spécimens jeunes. Par ailleurs, l'examen de l'ornementation au microscope électronique à balayage montre que la surface des lancéoles des spécimens normands présente le même type de microstructure (voir p. 93) que celle des bandelettes des spécimens nantais (Pl. XV, fig. 5-9). Les stries (délimitant les lancéoles) recoupent sans les modifier les divers vallonnements de la surface et l'angulation subite d'une strie n'est accompagnée d'aucun changement de la microstructure de cette strie ni de la surface environnante (Pl. XV, fig. 6).

Remarque.

Malgré son originalité, l'ornementation de *D. digitaria* (forme typique et forme lancéolée) est un aspect secondaire n'intervenant que pour une faible part dans la systématique, comparé au rôle fondamental des cordons et de leurs intervalles (taille, forme, nombre, orientation) chez le sous-genre *Astarte*. Ne pourrait-on pas retenir l'aspect négatif de l'ornementation en creux du genre *Digitaria* s'opposant à une ornementation en relief du sous-genre *Astarte*, le sous-genre *Digitariopsis* apparaissant, ici encore, comme intermédiaire ?

Genre *Goodallia* Turton, 1822

Espèce-type : *Mactra triangularis* Montagu, 1803 ;

espèce actuelle (province lusitanienne, Méditerranée comprise).

Goodallia parvula (Wood, 1853)

Pl. XIII, fig. 12-14.

Synonymie :

1853 — *Astarte parvula*, S. Wood : Wood, p. 175, pl. XVII, fig. 11 a-b.
1974 a — ? *Goodallia (s. lat.) parvula* (S. V. Wood, 1853) : Janssen et Van der Slik, p. 60, pl. 42, fig. 107 a-c.
1981 — *Goodalia parvula* (Wood, 1853) : Lauriat-Rage, p. 82.

Gîsements :

Basse-Loire — le Pigeon-Blanc (le Landreau, L.-A.) : un spécimen ; la Gauvinière (Vieillevigne, L.-A.) : assez nombreux spécimens ; le Girondor (Bouffêré, Vendée) : un spécimen.

Diagnose :

Diagnose originale. « Spec. Char. Testa minima, obliqua, ovatotriangulari, inaequilaterali, compressiuscula, sublaevi ; postice latiore ; antice longiore et productiore ; margine integerrima ». Coralline Crag de Sutton. (Wood, 1853, p. 175, pl. XVII, fig. 11 a-b).

Introduction :

Cette petite espèce du Pliocène anglais a été retrouvée au Redonien dans des gisements de Basse-Loire, principalement la Gauvinière (L.-A.) où elle est représentée par d'assez nombreuses valves toujours plus grandes (d'au moins deux fois) que les morphotypes anglais. De même que pour *A. (D.) forbesi* Wood, il semble que l'on puisse considérer cette population comme une race atlantique en raison de sa taille. Par sa forme et sa charnière simplifiée, je considère que cette espèce ne fait pas partie du genre *Astarte*.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Description :

G. parvula (L ≈ 7,4 mm) est une coquille à test mince et faible convexité, qui se caractérise surtout par sa forme subtriangulaire haute, à bords dorsaux très déclives et côté antérieur assez bien développé (Pl. XIII, fig. 12-14). Le crochet est pointu, assez proéminent, peu recourbé, médian, à peine prosogyre, à pointe plus ou moins dirigée vers l'intérieur des valves (Fig. 2 D). Les bords dorsaux sont de même longueur, l'antérieur rectiligne, le postérieur légèrement convexe. Le bord palléal est rarement crénelé. La lunule et l'écusson sont allongés, étroits, lisses et mal délimités (Fig. 3 D). Les empreintes musculaires sont faiblement marquées. La ligne palléale n'est pas très éloignée du bord. L'ornementation, nettement concentrique, reste mal définie. On ne peut dire s'il s'agit de cordons ou de bandes, d'intervalles ou de rainures. Ces pseudo-cordons sont au nombre d'une quinzaine, souvent en relief, toujours irréguliers, parfois coalescents, jamais obliques ; ils ne recoupent donc pas le bord palléal.

Description de la charnière :

Valve droite. AI, assez forte, courte, séparée du bord par une rainure.
3a, absente ou très faible.
3b, forte, peu proéminente, trièdrique, parfois traversée par un sillon, séparée de 3a par une fossette triangulaire et de 3b par une fossette allongée.
5b, faible, parfois allongée.
PIII, confondue avec le bord.

Valve gauche. AII, confondue avec le bord.
2a, moyenne, verticale et pointue, séparée du bord par une petite fossette et de 4b par une très grande fossette.
4b, moyenne, oblique, étroite, allongée, séparée du bord par une petite fossette.
PII, assez courte et peu élevée, séparée du bord par une rainure peu profonde.

La nymphe est saillante et étroite, la fosse ligamentaire profonde.

Variations : G. parvula ne présente pour ainsi dire pas de variations, d'autant plus qu'elle n'est fréquente que dans un seul gisement. Toutefois, on constate que les individus jeunes se caractérisent par une forme allongée (Pl. XIII, fig. 12), alors que les adultes sont toujours des formes hautes (Pl. XIII, fig. 13 et 14).

Rapports et différences :

On ne peut confondre aucune espèce avec *G. parvula* en raison de sa taille, de sa forme et de son ornementation.

Goodallia triangularis (Montagu, 1803)
Pl. XV, fig. 10 et 11.

Synonymie :

1803 — *Mactra triangularis* : Montagu, p. 99, pl. 3, fig. 5.
1853 — *Astarte triangularis*, Montague : Wood, p. 173, pl. XVII, fig. 10 a-d.
1855 — *Astarte triangularis* Mtg : Sowerby, p. 782, pl. 157, fig. 6 et 7.
1859 — *Astarte triangularis* Mont. : Sowerby, pl. IV, fig. 17.
1859-70 — *Astarte triangularis* Mont. : Hörnes, p. 282, pl. XXXVII, fig. 1 a-f.
1867 — *Astarte triangularis* Montagu : Weinkauff, p. 126 et 296.

Source : MNHN, Paris

1868 — *Astarte (Mactra) triangularis*, Mont., (*A. minuta*, Nyst) : Dewalque, p. 429.
1868 — *Astarte triangularis* Mont. : Nyst *in* Omalius d'Halloy, p. 611.
1886 — *Astarte triangularis*. Montagu : Lorié, p. 151, pl. 3, fig. 2.
1893 — *Astarte triangularis* Montagu : Pantanelli, p. 161.
1906 — *Goodallia triangularis* Montagu sp. (*Mactra*) : Dollfus, p. 364.
1908 — *Astarte (Goodallia) triangularis* Montagu sp. (*Mactra*) : Dollfus, p. 346.
1909 — *Goodallia triangularis* Montagu, sp. (*Mactra*) : Dollfus et Dautzenberg, p. 281, pl. XIX, fig. 35-42.
1921 — *Astarte triangularis* Mont. : Dangeard et Milon, p. 511.
1921 b — *Astarte (Goodallia) triangularis* Mont. : Kerforne, p. 50.
1945 — *Astarte (Goodallia) triangularis* Montagu, sp. 1803 : Glibert, p. 115, pl. VI, fig. 7 a-b.
1949 — *Astarte triangularis* (Montagu, 1803) : Ten Broek, p. 127, pl. VII, fig. 24 et 25.
1950 a — *Astarte (Goodallia) triangularis* (Montagu 1803) : Heering, p. 79.
1957 — *Astarte (Goodallia) triangularis* (Mtg.) : Glibert, p. 9.
1958 — *Astarte (Goodallia) triangularis* (Montagu) : Sorgenfrei, p. 34, pl. 10, fig. 30 a-c.
1962 — *Goodallia triangularis* (Mtg.) : Glibert, p. 49.
1962 — *Astarte triangularis* (Montagu) : Pasteur-Humbert, p. 38, pl. XV, fig. 57.
1966 — *Astarte triangularis* (Montagu) : Tebble, p. 71, fig. texte 30 a-b.
1970 — *Goodallia triangularis* (Mtg.) : Lauriat *in* Ters *et al.*, p. 15.
1970 — *Goodallia triangularis* (Montagu, 1803) : Glibert et Van de Poel, p. 83.
1974 a — *Goodallia (Goodallia) triangularis* (Montagu, 1803) : Janssen et Van der Slik, p. 60, pl. 42, fig. 106 a-c.
1974 b — *Goodallia (Goodallia) triangularis* (Montagu, 1803) : Janssen et Van der Slik, p. 9.
1976 — *Goodallia triangularis* Montagu : Lauriat *in* Margerel *et al.*, p. 93.
1981 — *Goodallia triangularis* (Montagu, 1803) : Lauriat-Rage, p. 82.

Gisements :

Basse-Loire et Vendée — environs du Louroux-Bottereau (L.-A.) : cit. ; le Girondor (Boufféré, Vendée) : cit. ; Falleron (Vendée) : quelques spécimens ; Puits Martineau (Palluau, Vendée) : quelques spécimens.

Anjou — les Pierres-Blanches (Chalonnes, M.-et-L.) : assez nombreux spécimens.

Bretagne — Apigné (Moigné, I.-et-V.) : assez nombreux spécimens ; la Retenue (Vieux-Chartres, I.-et-V.) : nombreux spécimens ; la Groussinière (Rétiers, I.-et-V.) : quelques spécimens.

Cotentin — Gourbesville (Manche) : cit.

Diagnose :

Diagnose originale. « M. with a strong, sub-triangular, opaque, white shell ; umbo prominent, obtuse ; sides a little unequal ; hinge strong, primary tooth in one valve large, bifid ; in the other two small teeth, with a triangular cavity between ; lateral ones depressed. Inside white, not very glossy, margin strongly crenated. Length one eight of an inch ; breadth rather less. — There are no perceptible striae on this shell, yet it has very little gloss. The hinge does not strictly correspond with the characters of the genus, but we could not with more propriety place it elsewhere. It is a singular shell, and cannot be confounded for the young of any other species ». (Montagu, 1803, p. 99, pl 3, fig. 5).

Introduction :

G. triangularis a primitivement été classée dans le genre *Mactra* (Montagu, 1803). Ensuite, tous les auteurs l'ont placée dans les Astartidae, soit dans le genre *Astarte* — sous-genre *Goodallia* (Heering, 1950 ; Glibert, 1957) —, soit comme un genre différent, *Goodallia* (Dollfus et Dautzenberg, 1909 ; Glibert et Van de Poel, 1970), unanimement admis aujourd'hui.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Description :

G. triangularis est une petite espèce néogène, à vaste répartition stratigraphique et géographique (Néogène et Actuel de l'Europe occidentale) et qui atteint de très petites dimensions dans le Redonien ($\bar{L}$ = 1,5 mm). Les spécimens redoniens se caractérisent par une forme triangulaire, un test mince, une convexité moyenne. Le crochet est petit et pointu, médian, à peine prosogyre, à pointe retournée vers le milieu des valves. La lunule et l'écusson sont absents. Bien qu'apparemment lisses, les coquilles montrent une ornementation concentrique peu marquée, correspondant principalement aux interruptions de croissance. La plupart des valves sont crénelées.

Description de la charnière : La charnière est très petite et simplifiée, mais les dents sont bien visibles.

Valve droite. AI, longue, étroite, séparée du bord par une rainure.
3a, absente ou très faible.
3b, forte, triédrique, proéminente, entourée de deux fossettes.
5b, absente ou très faible.
PIII, confondue avec le bord.

Valve gauche. AII, confondue avec le bord.
2a et 4b, égales, petites, obliques, séparées l'une de l'autre par une fossette triangulaire.
PII, très longue et étroite, séparée du bord par une longue rainure.

Variations : On ne relève aucune variation importante chez *G. triangularis*. Seul le rapport hauteur/longueur varie un peu.

Rapports et différences :

En raison de sa très petite taille et de sa morphologie très simplifiée, *G. triangularis* ne peut être confondue avec *G. parvula* Wood. Elle est voisine d'une petite espèce nordique — *Goodallia angulata* Lehmann, 1885 — connue du Miocène du Danemark (Rasmussen, 1968).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

III. — CONCLUSIONS

L'étude détaillée des Astartidae redoniennes a permis d'aborder divers problèmes concernant la systématique, la stratigraphie et la paléobiogéographie (voir tabl. IV). Afin de mieux présenter l'ensemble de ce travail, j'indiquerai d'abord les résultats apportés par chacune de ces espèces, puis je conclurai en précisant les aspect généraux qui ont été dégagés au cours de cette analyse.

A. — RÉSULTATS APPORTÉS PAR L'ÉTUDE DE CHAQUE ESPÈCE

Astarte (Astarte) omalii

A. omalii, vaste espèce du Néogène et du Pléistocène nordiques, atteignant la Manche et le golfe ligérien au Redonien, présente des variations morphologiques importantes ainsi que des convergences avec des espèces voisines, *A. basteroti*, *A. fusca*, *A. sulcata*. Dans les gisements redoniens de la Manche, bien soumis aux influences nordiques, *A. omalii* est comparable au morphotype anglais « *bipartita* », d'âge pliocène, caractérisé par des valves de grande taille faiblement convexes, et est représentée par une sous-espèce biogéographique, *A. omalii omalii*. Dans le golfe ligérien, où les conditions de vie sont moins favorables à *A. omalii* (latitude plus basse, endémisme), on constate une réduction en taille de cette espèce, ce qui justifie la reconnaissance d'une deuxième sous-espèce biogéographique, *A. omalii scalaris*.

À la suite de nombreuses confusions entre espèces voisines, une partie de la discussion repose sur la restitution d'*A. scalaris* (= *A. omalii scalaris*) au Redonien, c'est-à-dire au Pliocène, et d'*A. solidula* aux faluns miocènes. Toutefois, s'il n'est pas prouvé que la première appartient déjà au Miocène, il est certain que la seconde se prolonge dans le Redonien.

Les variations morphologiques d'*A. omalii scalaris* concernent d'abord la taille des coquilles, paradoxalement plus grande dans les gisements méridionaux, puisque l'espèce est d'origine nordique, que dans les gisements de l'intérieur du golfe ligérien. Mais cette variation en cline s'explique par une meilleure pénétration des influences nordiques dans les gisements ouverts sur le large, ce qui est le cas des gisements méridionaux connus. Inversement, les gisements abrités de fond de golfe subissent mieux que les premiers les effets de l'endémisme, car dans la paléogéographie reconstituée on peut supposer la présence de nombreux îlots favorisant la formation de niches écologiques isolées.

La deuxième variation importante concerne la forme des coquilles souvent modifiée (forme en « nucule » ou tout autre déformation) des spécimens angevins pour les mêmes raisons que précédemment, tandis que les populations de Basse-Loire, par exemple, échappent à ces modifications (coquilles subtriangulaires et de forme bien régulière).

Les différents groupements morpbologiques m'ont conduit à subdiviser *A. omalii scalaris* en trois races géographiques, étudiées dans ce travail par ordre croissant de taille : une race angevine, une race nantaise et une race vendéenne, dite de Palluau.

Les variations concernant la taille et le contour des coquilles d'*A. omalii scalaris*, s'ajoutant à d'autres variations morphologiques, s'observent aussi chez trois espèce et sous-espèces du sous-genre

Source : MNHN, Paris

Astarte, rencontrées au Redonien : *A. solidula, A. fusca incrassata* et *A. sulcata redonensis*. Les conditions particulières qui régnaient alors dans le golfe ligérien ont favorisé des convergences parfois très fortes entre espèces voisines, rendant difficile leur détermination. Mais après un examen minutieux des populations j'ai pu retenir, pour la séparation des espèces, un certain nombre de critères qui ont été utilisés dans l'ordre suivant : taille, contour, épaisseur du test, convexité des valves, longueur relative du bord dorsal postérieur, importance de la troncature anale, présence éventuelle de crénelures sur le bord palléal, aspect général de l'ornementation, analyse détaillée des cordons (disposition, orientation au départ, section, grosseur, nombre, valeur des intervalles), du crochet (orientation, épaisseur), de la charnière (épaisseur du plateau cardinal, étude comparée des dents).

Par ailleurs, j'ai observé qu'*A. omalii scalaris* pouvait prendre une forme naine, pour laquelle je n'ai pas créé de taxon nouveau ; on ne sait si le nanisme de ces individus est imputable aux conditions de milieu ou s'il s'agit d'un nanisme à caractère génétique.

Si divers auteurs ont émis des hypothèses sur la présence éventuelle des crénelures sur le bord palléal chez le genre *Astarte*, j'ai pu constater que les individus les plus grands étaient toujours crénelés, alors que les stades très jeunes ne l'étaient pas ; par comparaison avec une sous-espèce actuelle *A. sulcata sulcata*, il s'agirait d'un dimorphisme sexuel. La même orbservation peut être faite chez les populations de très petite taille, confirmant ainsi l'existence d'adultes parmi elles, donc leur état nain.

Astarte (Astarte) solidula

Connue au Miocène dans le domaine atlanto-méditerranéen, *A. solidula* est au Redonien une relique du Miocène et ne se rencontre que dans le golfe ligérien, où elle se confine aux gisements abrités. Dans ces gisements, les conditions de vie étaient sans doute assez proches de celles qui avaient régné auparavant pendant l'Helvétien.

Comme c'est fréquemment le cas chez les Astartidae, *A. solidula* se présente sous deux morphotypes : d'un côté des valves fortement convexes avec une ornementation atténuée, de l'autre des valves aplaties ornées de cordons bien visibles.

Voisine d'*A. fusca*, on peut envisager des relations phylétiques étroites entre ces deux espèces. Mais *A. solidula* et *A. fusca incrassata* étant simultanément présentes dans le Redonien, ces relations ne sont pas de type anagénétique.

Les spécimens de petite taille peuvent sans doute être rapportés à des individus nains, mais dans ce cas, tout comme chez les populations de taille normale, la présence de crénelures n'apparaît pas comme un caractère fréquent.

Astarte (Astarte) fusca incrassata

A. fusca incrassata, apparue ponctuellement au Miocène, est surtout une sous-espèce du Plio-Pléistocène européen ; elle est relayée à la fin du Pléistocène par la sous-espèce actuelle, *A. fusca fusca*. Son abondance au Redonien présente donc un intérêt stratigraphique.

Les principales variations morphologiques observées chez *A. fusca incrassata* au Redonien reposent sur l'ornementation généralement partielle et de grandes différences entre les spécimens jeunes et les adultes.

Les problèmes relatifs aux convergences entre espèce et sous-espèces voisines — *A. solidula, A. omalii scalaris, A. fusca incrassata* et *A. sulcata redonensis* — ont déjà été évoqués (forme en « nucule » des spécimens angevins), de même que les affinités d'*A. fusca incrassata* avec *A. solidula*.

Il est intéressant de relever une tendance au passage morphologique entre *A. fusca incrassata* et *A. obliquata obliquata* ; cette deuxième sous-espèce revenant au sous-genre *Digitariopsis*, ainsi se trouve démontrée la fragilité des coupures systématiques à l'intérieur du genre *Astarte*.

Deux théories opposent l'origine biogéographique d'*A. fusca*. En effet, si l'on reconnaît habituellement le domaine atlanto-méditerranéen comme le berceau d'*A. fusca*, certains auteurs considèrent

Source : MNHN, Paris

que cette espèce était déjà présente au Miocène dans la province nordique. Mais si j'admets des relations phylétiques entre *A. fusca* et *A. solidula*, on peut supposer que les comunications marines entre les provinces méditerranéenne et nordique dans l'ouest de l'Europe au Miocène ont permis la propagation de la sous-espèce ancestrale *A. fusca incrassata* vers le Nord, migration favorisée par un climat uniformément chaud à cette époque.

Les gisements redoniens, situés dans la zone d'affrontement des influences nordiques et méridionales, reçoivent différemment ces influences selon qu'ils sont bien ouverts sur l'océan ou qu'il occupent une position abritée dans le golfe ligérien ou dans le fond du golfe de la Manche, et différemment encore selon la niche écologique à laquelle ils correspondent. La paléogéographie compliquée du golfe ligérien a favorisé l'isolement des gisements qui renferment, soit beaucoup plus d'espèces à affinités nordiques, soit une majorité très nette d'espèces méridionales. Cet antagonisme conduit à l'élimination réciproque (au moins partielle) des espèces du groupe *omalii* (nordique) et du groupe *solidula-fusca* (atlanto-méditerranéen).

Astarte (Astarte) sulcata redonensis

J'ai décrit cette sous-espèce dans le Redonien ; il serait intéressant de savoir quand, dans l'Atlantique européen, apparaît le stade actuel, *A. sulcata sulcata*.

Au Redonien, *A. sulcata redonensis* est morphologiquement très variable (taille, forme) et le plus souvent cantonnée à la Bretagne et à l'Anjou. On distingue principalement deux morphotypes : l'un de taille petite et moyenne, à contour subtriangulaire pour la Bretagne, l'autre de taille plus grande, en forme de « nucule » pour l'Anjou. Ce type de déformation affectant les coquilles angevines d'*A. sulcata redonensis* à déjà été signalé chez *A. omalii scalaris* et *A. fusca incrassata* ; de si fortes convergences entre espèces voisines sont sans doute imputables aux conditions de milieu.

Seuls quelques gisements angevins ont livré des populations naines d'*A. sulcata redonensis* qui se distinguent, d'une part des stades nains d'*A. omalii scalaris* principalement par une plus grande convexité et corrélativement une charnière plus forte, et d'autre part d'une petite espèce voisine *A. waeli* (définie ci-après).

Astarte (Astarte) waeli

Connue au Diestien dans le domaine nordique, son domaine d'origine, et le Redonien (Anjou seulement), *A. waeli* est une espèce de petite taille. Elle ne doit donc pas être considérée comme un stade nain.

Sa position systématique a varié suivant les auteurs ; je la classe dans le sous-genre *Astarte*, car j'estime qu'elle est voisine d'*A. sulcata redonensis*. C'est en effet avec cette sous-espèce (comparaison à taille égale avec les individus nains) qu'elle a le plus de points communs ; mais elle s'en distingue principalement par une forme subarrondie et subéquilatérale (non subtriangulaire et non inéquilatérale), un crochet presque médian (non antérieur) et un nombre plus élevé de cordons (une vingtaine contre une quinzaine).

Astarte (Astarte) galeotti

Cette espèce, apparue dans le Deurnien, est connue dans tout le Pliocène nordique et atteint le golfe ligérien au Redonien. Elle est donc intéressante sur le plan stratigraphique et biogéographique.

Nettement plus petite dans le Redonien (un seul gisement en Anjou ; peu de spécimens) que dans son domaine d'origine, elle peut y être considérée comme une forme naine.

Il n'est pas possible d'en faire une étude détaillée et d'en discuter les affinités avec des petites Astartidae voisines, en raison de sa rareté. Mais c'est d'*A. sulcata redonensis* (stade nain) qu'elle se rapproche le plus, avec toutefois une ornementation beaucoup plus serrée.

Source : MNHN, Paris

Astarte (Digitaropsis) obliquata

A. obliquata est, comme *A. omalii*, une vaste espèce du Néogène et du Pléistocène nordiques, caractérisée par deux morphotypes, l'un à forte convexité (« *burtini* »), l'autre aplati (*obliquata*). Ce sont les termes de passage morphologiques de l'un à l'autre, observés dans le Redonien, qui m'ont conduit à ne retenir qu'une seule espèce (nommée *obliquata* par antériorité).

Cette espèce est représentée dans le Redonien par deux sous-espèces biogéographiques : l'une à caractère nordique, *A. obliquata obliquata*, signalée dans le golfe de la Manche et répandue dans les gisements du golfe ligérien — à l'exception de l'Anjou —, l'autre *A. obliquata striatula* qui résulte de l'endémisme fortement marqué en Anjou.

Comme pour *A. omalii* et pour les mêmes raisons (influences océaniques bien reçues dans les gisements ouverts sur le large), les coquilles d'*A. obliquata obliquata*, récoltées dans le sud du golfe ligérien, sont plus proches, par la taille (plus grande) et l'ornementation (plus oblique) d'*A. obliquata obliquata* typique (Gedgravien) que des coquilles de cette même sous-espèce appartenant à des gisements plus abrités dans le golfe. Ce gradient est sensible à petite échelle, puisqu'on relève déjà des différences morphologiques chez *A. obliquata obliquata* provenant des gisements vendéens d'une part, et des gisements nantais d'autre part (les coquilles des seconds pouvant se rapporter au variant « *burtini* »).

Le nanisme, fréquent chez les Astartidae angevines, n'est cependant pas une manifestation de l'endémisme exclusif de l'Anjou au Redonien. Si *A. omalii scalaris* renferme seulement quelques spécimens nains en Basse-Loire, en revanche on compte une riche population naine d'*A. obliquata obliquata* dans cette même région. Cette population très homogène renferme des stades juvéniles (non crénelés) et un nombre très élevé d'adultes dont les plus grands sont toujours crénelés.

A. obliquata striatula, endémique du Redonien et confinée à l'Anjou seulement, est la plus grande des *Astarte* du golfe ligérien. Elle présente des variations morphologiques en fonction de l'âge : forme suborbiculaire et faible convexité chez les individus jeunes, forme trapézoïdale et forte convexité des stades adultes.

N'étant pas éloignée taxonomiquement d'*A. obliquata obliquata*, quelques variations morphologiques d'*A. obliquata striatula* montrent des convergences avec le variant « *burtini* » (de la première).

Astarte (Digitariopsis) excurrens

A. excurrens, du Pliocène nordique, est également connue dans tout le Redonien (golfes ligérien et de la Manche). En raison de ses nombreuses variations, sa position systématique a changé suivant les auteurs. Beaucoup plus petite qu'*A. obliquata* (nains exceptés), elle se situe à cet égard comme intermédiaire morphologique entre le sous-genre *Digitariopsis* et le genre *Digitaria*. Mais tous les spécimens se rapportant à cette espèce ont en commun un élargissement de l'ornementation dans la région médiane de la coquille.

On peut subdiviser *A. excurrens* en deux sous-espèces biogéographiques, l'une, *A. excurrens excurrens* répandue dans les gisements du golfe ligérien situés au voisinage de l'océan ainsi que dans ceux du Contentin, l'autre, *A. excurrens lardeuxi* résultant de l'endémisme de l'Anjou et de la Bretagne.

A. excurrens excurrens est toujours beaucoup plus grande dans le Redonien que dans le domaine nordique et aussi plus grande dans le Cotentin qu'en Basse-Loire. Ces populations différentes, par la taille mais aussi par la forme, m'ont conduit à retenir deux races ; la première, appelée race normande, se caractérise, outre sa grande taille, par une forme suborbiculaire, la seconde, dite race de Basse-Loire, est plus petite de taille, de forme ovale transverse soit haute, soit longue. Les deux races ont en commun une charnière assez réduite marquant une tendance au passage morphologique vers le genre *Digitaria* et une ornementation voisine montrant toujours un élargissement des bandelettes dans la région médiane-antérieure des valves.

Source : MNHN, Paris

Ces deux caractéristiques justifient la séparation d'*A. excurrens excurrens* et d'*A. excurrens lardeuxi*, la seconde à charnière plus forte et très voisine de celle du sous-genre *Astarte*, et à ornementation élargie dans la région médiane-postérieure.

Astarte (Digitariopsis) grueti

A. grueti est une petite espèce, endémique du Redonien (golfe ligérien seulement). On la distingue facilement des autres Astartidae par le grand développement de son bord antérieur et par son ornementation faiblement oblique, faite de larges bandes à peine décentrées vers l'avant.

Cette espèce, très homogène, représentée par un petit nombre d'individus, ne paraît pas sensible au changement des conditions de milieu — généralement bien ressenti par les autres espèces — dans des gisements à situation paléogéographique différente, tels ceux de Basse-Loire et d'Anjou. La constance dans la taille et dans la forme chez *A. grueti*, ajoutée à l'endémisme, peut servir d'argument prouvant que les dépôts redoniens ont été formés au cours d'une seule transgresssion (voir Lauriat-Rage, 1980, p. 637).

Astarte (Digitariopsis) forbesi

Limitée au Pliocène, donc intéressante sur le plan stratigraphique, *A. forbesi* a d'abord été décrite dans le Coralline Crag. On la trouve aussi dans le Redonien d'Anjou, où elle est peu fréquente mais toujours beaucoup plus grande que dans le domaine nordique.

C'est d'*A. grueti* qu'elle se rapproche le plus par le grand développement de son bord antérieur, encore plus prononcé que chez la première et lui conférant une forme transverse. Contrairement à *A. grueti*, l'ornementation d'*A. forbesi* est presque toujours serrée et décentrée vers l'avant.

Digitaria burdigalensis

D. burdigalensis est connue dans le Miocène français de la façade atlantique, ainsi que dans le Redonien en quelques points seulement (avec certitude, l'Anjou). Elle est remplacée dans de nombreux gisements redoniens par *D. digitaria*, qui se prolonge ensuite jusqu'à l'Actuel. Sans doute y a-t-il des relations phylétiques étroites entre ces deux espèces, parfois difficiles à séparer ; mais leur présence simultanée dans le Redonien implique l'existence d'un ancêtre commun. Un processus semblable a été envisagé dans le cas d'*A. solidula* et d'*A. fusca incrassata*.

La discussion porte aussi sur la synonymie de *D. burdigalensis* et d'*A. intermedia* d'un côté, et de *D. digitaria* et d'*A. distans* de l'autre, compte tenu des nombreuses convergences entre espèces voisines.

Petite taille, contour elliptique, ornementation peu oblique sont les principales caractéristiques de l'espèce *D. burdigalensis* ; par ailleurs, absence de lunule, d'écusson et de crénelures, plateau cardinal réduit à une bande arquée, caractérisent le genre *Digitaria*.

Digitaria digitaria

D'abord connue dans le Deurnien, *D. digitaria* s'étend ensuite à toute l'Europe. Comme je l'ai indiqué précédemment, elle est voisine de *D. burdigalensis*, mais s'en distingue par sa forme variable (suborbiculaire à subtriangulaire) et son ornementation généralement digitée, serrée et très oblique.

Je classe à part une petite population endémique du Redonien du Cotentin, caractérisée par une ornementation lancéolée. Cette jolie ornementation est une simple variation de la précédente (déplacement latéral des stries avec apparition d'une certaine symétrie) et ne me paraît pas avoir de valeur taxonomique.

Source : MNHN, Paris

Goodallia parvula

G. parvula, petite espèce du Pliocène anglais et du Redonien de Basse-Loire exclusivement, présente donc un intérêt stratigraphique. En outre, elle indique des affinités biogéographiques (déjà évoquées) entre les gisements redoniens les plus proches de l'océan et ceux du domaine nordique.

Par sa petite taille, sa forme subtriangulaire haute, son ornementation concentrique irrégulière et mal définie, la présence éventuelle de crénelures sur le bord palléal et sa charnière simplifiée, cette espèce doit être rangée dans le genre *Goodallia*. *G. parvula* est dans l'ensemble très homogène ; on retiendra seulement une plus grande longueur relative des valves chez les individus jeunes contre une plus grande hauteur relative chez les stades adultes.

Goodallia triangularis

Cette espèce ne présente guère d'intérêt stratigraphique ni géographique, puisqu'elle est répandue dans toute l'Europe depuis le Miocène jusqu'à l'Actuel. De très petite taille au Redonien, ses caractéristiques se résument ainsi : forme triangulaire, ornementation concentrique à peine visible, charnière très réduite. Seules la longueur et la hauteur des valves peuvent varier.

B. — REMARQUES FINALES

L'intérêt des Astartidae au Redonien tient au fait qu'elles sont abondantes et qu'elles montrent de nombreuses variations ; or, ces variations se manifestent dans le cadre morphologique étroit de la famille. En raison du nombre des espèces et des individus ainsi que de l'importance des variations, l'une des principales difficultés réside dans la séparation des espèces du sous-genre *Astarte* ; dans une même région et surtout dans un même gisement, les modifications morphologiques se font dans un même sens chez toutes les espèces : forme basse « en nucule » ou forme subtriangulaire haute chez *A. omalii scalaris, A. fusca incrassata, A. sulcata redonensis*. Ces modifications affectent la convexité et le contour des valves, l'épaisseur du test, l'ornementation. Le fait que ces convergences se produisent dans un même gisement, ou dans une aire restreinte, doit être lié à des causes d'isolement (configuration paléogéographique ayant déterminé des environnements faiblement diversifiés) ainsi qu'à des causes édaphiques et éventuellement hydrodynamiques. Les morphotypes locaux m'ont conduit à distinguer des races soit en Anjou, soit en Basse-Loire ou Vendée, soit dans le Cotentin.

Au niveau supra-spécifique, les coupures sont très ténues : il y a passage morphologique progressif du sous-genre *Astarte* au sous-genre *Digitariopsis* — *A. fusca incrassata* tendant vers *A. obliquata obliquata* —, puis au genre *Digitaria* — *A. excurrens excurrens* tendant vers *D. burdigalensis* —. Le genre *Goodallia* seul ne s'inscrit pas dans ce morphocline.

Les particularités morphologiques qui m'ont amené à distinguer des races géographiques ne justifient pas la création de taxons nouveaux ; il en va de même pour les nains des sous-genres *Astarte* et *Digitariopsis* qui sont tous considérés comme les représentants de très petite taille d'espèces connues par ailleurs par des individus normaux. Les variations de l'ornementation chez *Digitaria* ne m'ont pas paru, non plus, correspondre à une différenciation au niveau spécifique.

En revanche, l'endémisme a provoqué des modifications morphologiques qui ont justifié la création d'une espèce — *A. grueti* — et de plusieurs sous-espèces à signification biogéographique ou stratigraphique — *A. omalii scalaris, A. sulcata redonensis, A. obliquata striatula, A. excurrens lardeuxi* —.

Parmi les particularités morphologiques fréquentes, les crénelures qui avaient été utilisées comme caractéristiques de l'espèce, ne sont qu'une manifestation d'un dimorphisme sexuel. La présence de cré-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IV

Légende: M= Miocène; M.sup.=Miocène supérieur R=Redonien; P=Pliocène; Q=Pléistocène; A=Actuel; ()= rare; ? = douteuse.	domaine méditerranéen	façade atlantique autre que régions redoniennes	redonien		domaine nordique
			golfe ligérien	golfe Manche	
A. omalii omalii (= bipartita)	-	-	-	R	P - Q
A. omalii scalaris	-	?	R	-	-
A. solidula	M	M	R	-	-
A. fusca incrassata	(M)- P - Q	(M)- P - Q	R	-	-
A. sulcata redonensis	-	-	R	R	-
A. waeli	-	-	R	-	M.sup.- P
A. galeotti	-	-	R	-	M.sup.- P
A.obliquata obliquata (+ burtini)	-	-	R	R	M - P - Q
A. obliquata striatula	-	?	R	-	-
A. excurrens excurrens	-	-	R	R	P
A. excurrens lardeuxi	-	-	R	-	-
A. grueti	-	-	R	-	-
A. forbesi	-	-	R	-	P
D. burdigalensis	-	M	R	?	-
D. digitaria	P - Q - A	P - Q - A	R	R	M.sup.- P - Q
G. parvula	-	-	R	-	P
G. triangularis	M - P - Q - A	M - P - Q - A	R	R	M- P - Q - A

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE DES ASTARTIDAE REDONIENNES.

Source : MNHN, Paris

nelures, qui apparaissent chez les individus les plus âgés, confirme chez les nains qu'il ne s'agit pas là de spécimens juvéniles.

L'endémisme s'est manifesté inégalement pendant le Redonien. Il était plus intense dans le golfe ligérien — *A. omalii scalaris, A. obliquata striatula, A. excurrens lardeuxi, A. gruetl* — que dans le golfe de la Manche — *D. digitaria* forma *lanceolata* — ; au sein du golfe ligérien, il était plus fort en Anjou — *A. obliquata striatula, A. excurrens lardeuxi* — qu'en Basse-Loire et Vendée, lesquelles étaient plus ouvertes sur l'Océan.

Cet endémisme semble avoir favorisé le maintien de faunes archaïques en fond de golfe (Anjou, Bretagne) : *A. solidula, D. burdigalensis.* Les gisements de fond de golfe étaient pour plusieurs d'entre eux stratigraphiquement plus anciens mais aussi mieux placés pour conserver des survivants du Miocène. Ces derniers ayant vécu en milieu chaud, étaient ainsi mieux abrités des influences froides qui apparaissaient plus au large.

Les Astartidae sont surtout nordiques : Angleterre, Belgique, Hollande. Les espèces atlanto-méditerranéennes sont rares. Une seule espèce, *G. triangularis* est largement répandue géographiquement. Les espèces nordiques — *A. omalii, A. waeli, A. galeotti, A. obliquata, A. excurrens, A. forbesi, D. digitaria, G. parvula* — sont généralement pliocènes ou connues du Miocène supérieur alors que les espèces atlanto-méditerranéennes — *A. solidula, D. burdigalensis* — sont surtout miocènes et apparaissent comme des reliques au Redonien ; seule *A. fusca incrassata* d'origine méridionale, se prolonge dans le Plio-Pléistocène.

La faune de Bivalves redoniens renferme un certain nombre d'indicateurs stratigraphiques grâce à la présence d'Astartidae pliocènes, principalement d'origine nordique. C'est le morphotype « *bipartita* » d'*A. omalii* qui permet d'établir une comparaison entre le Redonien du Cotentin et le Pliocène d'Angleterre ; de même, *A. obliquata* est représentée dans les gisements redoniens de Vendée par la forme typique du Pliocène nordique. Par ailleurs, la présence d'espèces caractéristiques du domaine nordique au Pliocène — *A. excurrens, A. forbesi, G. parvula* — dans divers gisements redoniens, constitue un argument stratigraphique important pour rattacher l'ensemble du Redonien au Pliocène. En outre, il est possible d'admettre que des espèces issues du Miocène supérieur nordique — *A. waeli, A. galeotti, D. digitaria* — ont atteint l'Atlantique français plus tard, soit au Pliocène (Pas-de-Calais fermé, passage des espèces se faisant nécessairement par le nord des Iles britanniques). Notons aussi que *A. sulcata redonensis* est un bon repère stratigraphique, car *A. sulcata* n'est pas connue avant le Pliocène. De plus, les Astartidae ont montré que les gisements s'échelonnent d'Est en Ouest au cours du redonien, cette succession stratigraphique a été confirmée par l'étude des paléotempératures ; il est parfois possible de retrouver les relations phylétiques d'espèces, ce qui peut apporter des indications sur l'âge des gisements.

En conclusion, l'intérêt de l'étude des Astartidae vient de leur grande abondance en Europe au Néogène et du fait qu'on peut suivre leur évolution dans le temps. Ce sont de bons indicateurs stratigraphiques : présence de certains taxons, grade évolutif, arrivée progressive des espèces nordiques sur la façade atlantique. Par ailleurs, elles varient morphologiquement en fonction du milieu et conduisent ainsi à une connaissance très poussée des régions étudiées, ce qui est le cas de l'Ouest de la France au Redonien.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ABRARD R., 1941 — Répartition géographique actuelle et fossile du genre *Astarte* Sowerby. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 18e ann., n° 153-154, p. 37.

ANDERSON H. J., 1964. — Die miocäne Reinbek-Stufe in Nord und Westdeutschland und ihre mollusken-Fauna. *Fortschr. Geol. Rheinld. Westf.*, Bd. 14, S. 31-368, 52 taf., 18 Abb., 3 Tab.

BARDIN L., 1881. — Études paléontologiques sur les terrains tertiaires miocènes du département de Maine-et-Loire. Lachére et Dolbeau, Angers : 1er fasc., 115 p.

BARDIN L., 1883. — Étude stratigraphique sur les faluns de Genneteil et les faluns de Saint-Clément-de-la-Place. *Mém. Soc. Nat. Agri. Sci. Arts*, Angers, 12 p.

BASSOMPIERRE P., BRÉBION Ph., BUGE E., LAURIAT A., LE CALVEZ Y. et MARTIN P., 1970. — Découverte d'un gisement fossilifère d'âge redonien dans la région de Fécamp (Seine-Maritime). *C.R. Acad. Sci. Paris*, sér. D., t. 271, p. 159-160.

BASSOMPIERRE P., BRÉBION Ph., BUGE E., LAURIAT A., LE CALVEZ Y. et MARTIN P., 1972. — Le gisement redonien de Fécamp (Seine-Maritime). *Bull. B.R.G.M.*, 2e sér., sect. I, n° 1, p. 29-48, 2 fig., 2 pl. phot., 5 tabl.

BELL A., 1897. — On the pliocene shell-beds at St-Erth. *Trans. geol. Soc. Cornwall*, vol. 2, p. 111-166, 3 pl., 1 dépl.

BENOIST E. A., 1873. — Catalogue synonymique et raisonné des Testacés fossiles recueillis dans les faluns miocènes des communes de La Brède et de Saucats. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, t. XXIX, 3e sér., vol. IX, p. 5-78, 265-460.

BERNARD F., 1895. — Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3e sér., t. XXIII, p. 104-154, 28 fig.

BÉZIER T., 1921. — Contribution à l'étude du Miocène supérieur des environs de Rennes (étage Rhédonien vel Redonien). Gîte du Moulin de Carcé (Bruz) et gîte d'Apigné en Le Rheu (I.-et-V.). *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. II, fasc. 3, p. 400-410, 2 fig.

BRAKMAN C., 1937. — *Astarte (Goodallia) triangularis* (Montagu). *Basteria*, vol. 2, n° 2, p. 28-29.

BRÉBION Ph., 1955. — Quelques observations sur les gisements de Faluns helvétiens d'Anjou. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 2e sér., t. XXVII, n° 3, p. 273-277, 2 fig.

BRÉBION Ph., 1958. — La limite Miocène-Pliocène dans la région de la Loire (d'après les faunes de Gastéropodes). *Actes C.R. 83e Congr. Soc. sav. Aix-Marseille, Sect. Sci. géol. Coll. Miocène*, Paris, p. 29-37, 1 fig.

BRÉBION Ph., 1959. — Sur l'existence d'une double transgression redonienne dans la vallée de la Loire et corrélations avec le Miocène supérieur du Domaine nordique. *Bull. Soc. Et. sci. Angers*, n.s., t. II, 89e ann., p. 117-119.

BRÉBION Ph., 1961. — Étude du Miocène supérieur (Redonien) de l'Ouest de la France, ses rapports avec le Miocène nordique. *Meyniana*, Bd. 10, p. 104-112, 1 fig., 1 tabl.

BRÉBION Ph., 1964. — Les Gastéropodes du Redonien et leur signification. Thèse, Paris, 775 p., 15 pl., 5 tabl., 8 cartes.

BRÉBION Ph., 1968. — Particularités climatiques observées dans les gisements les plus méridionaux du Redonien : Oléron et Palluau. *C.R. somm. Soc. géol. Fr.*, fasc. 5, p. 146-147.

BRÉBION Ph., 1968. — Les influences nordiques dans la Manche et l'Atlantique Nord au cours du Néogène (d'aprés les faunes de Gastéropodes). *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. XIII, p. 59-62.

Source : MNHN, Paris

BRÉBION Ph., 1970. — Les Gastéropodes pliocènes du Hâvre-de-Blainville (Cotentin). *C.R. somm. Soc. géol. Fr.*, fasc. 2, p. 47-48.

BRÉBION Ph., 1970. — Les Gastéropodes du Redonien et leur signification (résumé). *Bull. Inform. Géol. Bassin Paris*, n° 24, p. 168-169.

BRÉBION Ph., 1975. — Les Gastéropodes du Miocène atlantique. Ve Congr. Néogène méditerranéen (Lyon, 1971), *Mém. B.R.G.M.*, t. 1, n° 78, p. 279-285.

BRÉBION Ph., BUGE E., FILY G., LAURIAT A., MARGEREL J. P. et PAREYN Cl., 1975. — Le Quaternaire ancien de Saint-Nicolas de Pierrepont et de Saint-Sauveur de Pierrepont (Manche). *Bull. Soc. linn. Normandie*, vol. 104, p. 70-106, 2 pl., 5 fig., 4 tabl.

BRÉBION Ph., BUGE E., CHEVALIER J. P., LAURIAT A., MARGEREL J. P., PAJAUD D. et ROMAN J., 1977. — Le gisement redonien de Choisel près de Châteaubriant (Loire-Atlantique). *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, sér. C, t. VII, fasc. 2, p. 55-71, 2 fig., 2 pl., 3 tabl.

BRITISH CAENOZOIC FOSSILS, 1971. — Trustees of the British Museum (National History), London, 4e éd., 132 p., 44 pl., 1 carte.

BROCCHI G., 1814. — Conchiologia fossile subapennina. Stamperia reale, Milano, p. 241-712, pl. I-XVI.

BROWN Th., 1827. — Illustrations of the recent conchology of Great Britain and Ireland, with the description and localities of all the species, marine, land and freshwater. Smith, elder and Co., London, p. I-XIII, 144 p., 59 pl.

BUCQUOY E., DAUTZENBERG Ph. et DOLLFUS 1887-1898. — Les mollusques marins du Roussillon. T. II. Pélécypodes. J. B. Baillière, Paris : 884 p., 99 pl.

BUGE E., 1957. — Les Bryozoaires du Néogène de l'ouest de la France et leur signification stratigraphique et paléobiologique. *Mém. Mus. nain. Hist. nat.*, Paris, n.s., sér. C, t. VI, 435 p., 12 pl., 53 fig.

BUGE E., 1958. — Stratigraphie des dépôts miocènes et pliocènes de l'ouest de la France. *Actes C.R. 83e Congr. Soc. sav. Aix-Marseille, Sect. Sci. géol. Coll. Miocène*, Paris, p. 105-110.

CAVELIER C. et KUNTZ G., 1974. — Découverte du Pliocène marin (Redonien) à Valmont (Seine-Maritime) dans le Pays de Caux. Conséquences sur l'âge post-redonien des Argiles rouges à silex de Haute-Normandie. *C.R. somm. Soc. géol. Fr.*, Suppl. XVI, (6), p. 160-162.

CAVELIER C., KUNTZ G., LAUTRIDOU J. P., MANIVIT J., PAREYN C., RASPLUS L. et TOURENQ J., 1980. — Miocène et Pliocène *in* : Synthèse géologique du Bassin de Paris. Stratigraphie et Paléogéographie. *Mém. B.R.G.M.*, n° 101, vol. I, p. 415-436.

CERULLI-IRELLI S., 1907. — Fauna malacologica mariana. *Palaeont. ital.*, vol. 13, p. 65-139, 10 pl.

CHAUVEL J., 1951. — Microfossiles du Pliocène de St-Jean-la-Poterie. *76e Congr. Soc. sav., Rennes*, p. 159-162.

CHAUVEL J., 1956. — La faune pliocène de Saint-Jean-la-Poterie (Morbihan). *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, n.s., n°1, p. 66-74, 2 fig.

CHAVAN A., 1949. — Remarques sur la signification climatique des Mollusques marins fossiles. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 5e sér., t. XIX, fasc. 7-9, p. 507-512.

CHAVAN A., 1952. — Distinction et classement des Astartidés. *Cahiers géol. Thoiry*, n° 15, *Mélanges paléont.*, p. 123-127, 3 fig.

CHAVAN A. et COATMEN J., 1943. — Étude paléontologique et stratigraphique du Havre de Blainville-sur-Mer (Manche). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 5e sér., t. XIII, n° 4-6, p. 159-176, 5 fig.

COCCONI C. G., 1873. — Enumerazione sistematica dei Molluschi miocenici e pliocenici delle provincie di Parma e di Piacenza. *Mem. Acad. Sc. Ist. Bologna*, 3e sér., t. 3, 372 p., 11 pl.

CORLIEUX M., 1968. — Note sur le falun de la Morelière et sa disparition. *Annls Soc. Sci. nat. Charente-Maritime*, vol. IV, fasc. 8, p. 20-22.

COSSMANN M. et PEYROT A., 1913. — Conchologie néogénique de l'Aquitaine. Pélécypodes. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, t. LXVI, fasc. 1, p. 1-204, pl. I-X.

COUFFON O., 1903. — Étude critique sur les faluns de St-Clément-de-la-Place. *Bull. Soc. Et. sci. Angers*, n.s. 32e ann., p. 83-151, 1 pl.

COUFFON O., 1905. — Étude critique sur les faluns de Chalonnes (gisement des Pierres-Blanches). *Bull. Soc. Et. sci. Angers*, n.s., 34e ann., p. 155-222, 1 pl., 1 fig.

Source : MNHN, Paris

COUFFON O., 1907. — Le Miocène en Anjou. *Bull. Soc. Et. sci. Angers*, n.s., 36e ann., p. 157-196, 2 cartes.

COUFFON O., 1908. — Le Miocène en Anjou. *Bull. Soc. Et. sci. Angers*, n.s., 37e ann., p. 49-58.

COUFFON O., 1908. — Guide du géologue en Anjou. I. Chalonnes, Saint-Aubin de Luigné, Montjean, Saint-Pierre-Montlimart. *Bull. Soc. Naturalistes parisiens*, n° 5, 39 p., 30 fig.

COUFFON O., 1909. — Notes sur le Miocène en Anjou. *Bull. Soc. Et. sci. Angers*, 38e ann., p. 1-8.

COUFFON O., 1912. — Excursion scientifique du 23 juin 1912 à Baugé et ses environs. Grassin, Angers : p. 1-12, 3 fig.

COUFFON O., 1914. — Excursion géologique du 13 octobre 1912 : Morannes, Chemiré, Miré, Cherré, Contigné et Chateauneuf. Grassin, Angers : 7 p., 4 fig.

COUFFON O., 1915. — Contribution à l'étude des faluns de l'Anjou. IV. Miocène supérieur. Gisement de St-Michel-et-Chanveaux. *Bull. Soc. Et. sci. Angers*, n.s., 44e ann., p. 31-56.

COUFFON O., 1920. — Excursion géologique du 12 juillet 1914 : Chazé-Henry, Pouancé, Noëllet et Noyant-la-Gravoyère (M.-et-L.). *Bull. Mayenne Sci.*, 1914-1919, 11 p., 7 fig.

COUFFON O., 1934. — Précis de géologie angevine. Imprimerie centrale, Angers : 199 p., 170 fig.

COUFFON O. et DOLLFUS G. F., 1929. — A summary of the geology of Maine et Loire. *Proc. Geol. Assoc.*, London, vol. XXXIX, p. 369-428, 8 fig., 2 pl.

DALL W. H., 1903. — Synopsis of the Family Astartidae. *Proc. U.S. Nat. museum*, vol. 26. p. 933-951, 2 pl.

DANGEARD L., 1951. — La Normandie. Géologie régionale de la France. Hermann, Paris : 241 p., 22 fig., 7 pl., 6 cartes.

DANGEARD L. et MILON Y., 1922. — Étude de la formation redonienne du Vieux-Chartres (Sud de Rennes) et de son contact avec l'Eocène. *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. II, fasc. 4, p. 505-520, 1 pl., 4 fig.

DANGEARD L. et PONCET J., 1962. — Pliocène de la bordure méridionale du bassin de Carentan. *Bull. Soc. linn. Normandie*, 10e sér., 3e vol., p. 114-119, 1 fig., 1 tabl.

DANGEARD L. GERMAIN J. et PONCET J., 1968. — Les coulées de blocs du Pliocène supérieur normand. *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. XIII, p. 63-68, 1 fig., 1 phot.

DAVY L., 1890. — Découverte de fossiles du Miocène supérieur dans les sables rouges de la forêt du Gâvre (Loire-Inférieure). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 3e sér., t. XVIII, p. 632-640, 2 fig.

DAVY L., 1896. — Contribution à l'étude géologique des environs de Chalonnes-sur-Loire (Maine-et-Loire). Terrain tertiaire (Miocène supérieur). *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, t. 6, fasc. 1, p. 5-7.

DAVY L., 1896. — Note sur l'existence probable d'un gisement tertiaire à Choisel près Châteaubriant (Loire-Inférieure). *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, t. 6, fasc. 1, p. 9-11.

DECHASEAUX C., 1952. — Classe des Lamellibranches. *In* : Traité de Paléontologie (Dir. J. Piveteau). Masson, Paris : t. 2, p. 220-246, fig. 1-16 ; p. 261-364, fig. 35-215.

DECHASEAUX C., 1960. — Bivalves fossiles. *In* : Pierre P. Grassé. Traité de Zoologie. Masson, Paris : t, V, fasc. II, p. 2134-2164, fig. 1803-1830, tabl.

DEGRANGE-TOUZIN M., 1894. — Étude préliminaire des coquilles fossiles des faluns des environs d'Orthez et de Salies-de-Béarn. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, vol. XLVII, 5e sér., t. VII, p. 333-460.

DEGRANGE-TOUZIN M., 1906. — Le falun de Saint-Denis, île d'Oléron (Charente-Inférieure). *Actes Soc. linn. Bordeaux*, vol. LXI, 7e sér., t. I, p. 17-22.

DENIZOT G., 1921 a. — Sur deux gisements tertiaires de l'Ouest : Saint-Jean-la-Poterie et Landéan. *Ass. fr. Avanc. Sci.*, (Rouen, 1921), p. 491-492.

DENIZOT G., 1921 b. — Les alluvions du Bassin de la Loire. *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. II, fasc. 4, p. 430-478.

DENIZOT G., 1924. — Les sables de la Basse-Loire. *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. V, fasc. 2-4, p. 158-196, 3 fig., 1 carte.

DENIZOT G., 1957. — Tertiaire. Lex. Strat. Intern., vol. I, fasc. 4a VII.

DENIZOT G., 1968. — Le Néogène dans le bassin moyen de la Loire (Orléanais, Touraine et Anjou). *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. XIII, p. 1-21, 8 fig., 1 tabl.

Source : MNHN, Paris

DENIZOT G., 1972. — La géologie angevine dans le cadre de la Loire. *Bull. Soc. Et. Sci. Anjou*, n.s., t. VIII, p. 69-82, 2 fig.

DESHAYES G. P., 1830-31. — Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des Vers. Planckoucke, Paris, t. II, fasc. 1 et 2.

DESHAYES G. P., 1839-53. — Traité élémentaire de Conchyliologie. Masson, Paris, t. I, 1re part. : 368 p., 2e part. : 824 p. ; t. II, 384 p. ; pl.

DESHAYES G. P., 1860. — Description des animaux sans vertèbres découverts dans le Bassin de Paris. Baillière, Paris, t. I, 912 p.

DESLONGCHAMPS E., 1853. — Sur les coquilles fossiles du Bosq d'Aubigny. *Mém. Soc. linn. Normandie*, t. 9, p. LII-LV.

DEWALQUE G., 1868. — Prodrome d'une description géologique de la Belgique. Chap. XVII, liste des fossiles des divers étages, p. 314-433.

DOLLFUS G. F., 1900. — Le Miocène dans la région de l'Ouest. *Bull. Carte géol. Fr.*, t. XI, n° 73, p. 100-101.

DOLLFUS G. F., 1901. — Les derniers mouvements du sol dans les bassins de la Seine et de la Loire. *Actes C.R. VIIIe Congr. géol. internat.* (Paris, 1900), t. 8, fasc. 1, p. 544-560.

DOLLFUS G. F., 1901. — Fossiles recueillis à la pointe de l'Ile d'Oléron : un nouveau gisement de *Cardita striatissima* et l'étage Redonien. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e sér., t. I, p. 275-277.

DOLLFUS G. F., 1904. — Faune malacologique du Miocène supérieur de Rennes (étage Redonien, gîte d'Apigné) (Ille-et-Vilaine). *Ass. fr. Avanc. Sci., 32e sess.* (Angers 1903), 2e part., p. 656-663.

DOLLFUS G. F., 1906. — Faune malacologique du Miocène supérieur de Gourbesville (Manche), étage Redonien. *Ass. fr. Avanc. Sci., 34e sess.* (Cherbourg 1905). p. 358-371.

DOLLFUS G. F., 1907. — Faune malacologique du Miocène supérieur de Beaulieu (Mayenne) (Étage Redonien). *Ass. fr. Avanc. Sci., 35e sess.* (Lyon 1906), 2e part., p. 304-315.

DOLLFUS G. F., 1908. — Faune malacologique du Miocène supérieur (Redonien) de Montaigu (Vendée). *Ass. fr. Avanc. Sci., 36e sess.* (Reims 1907), 2e part., p. 340-353.

DOLLFUS G. F., 1930. — Essai d'une histoire géologique de la Seine et de la Loire. Livre jubilaire. *Soc. géol. Fr.*, p. 235-255, 4 cartes.

DOLLFUS G. F. et DAUTZENBERG Ph., 1886. — Étude préliminaire des coquilles fossiles des Faluns de la Touraine. Feuille Jeunes naturalistes, n° 188, p. 92-96.

DOLLFUS G. F. et DAUTZENBERG Ph., 1901. — Nouvelle liste des Pélécypodes et des Brachiopodes fossiles du Miocène moyen du nord-ouest de la France. *Journ. Conchyl.*, vol. XLIX, n° 3, p. 229-280.

DOLLFUS G. F. et DAUTZENBERG Ph., 1909. — Conchyliologie du Miocène moyen du Bassin de la Loire. 1 : Pélécypodes. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paléont., n° 27, fasc. 4, p. 241-296, pl. XVI-XXII.

DOLLFUS G. F. et BERKELEY COTTER J. C., 1909. — Mollusques tertiaires du Portugal. Le Pliocène au Nord du Tage (Plaisancien). 1re partie. Pelecypoda. *Comun. Serv. geol. Portugal*, Lisbonne, p. I-XXIV, 6 fig., p. 1-103, 9 pl.

DOLLFUS R. Ph., 1941. — Sur la présence du genre *Astarte* sur la côte atlantique du Maroc. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 18e ann., n° 156-157, p. 57 et 58.

DOUVILLÉ H., 1912. — Classification des Lamellibranches. *Bull. Soc. géol. Fr.*, sér. 4, t. 12, p. 419-467, 69 fig.

DOWNING R. A., 1959. — A note on the crag in Norfolk. *Geol. Mag.*, vol. XCVI, p. 81-86.

DUJARDIN F., 1837. — Mémoire sur les couches du sol en Touraine et description des coquilles de la craie et des Faluns. *Mém. Soc. géol. Fr.*, 1re sér., t. II, 2e part., n° 9, p. 211-311, pl. I-VI.

DUMAS A., 1908. — Excursion du 2 septembre au Pigeon-Blanc. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4e sér., t. VIII, p. 607-609.

DURAND S., 1960. — Le Tertiaire de Bretagne. Étude stratigraphique, sédimentologique et tectonique. *Mém. Soc. geol. minér. Bretagne*, t. XII, 389 p., 1 pl., 93 fig.

DURAND S., 1968. — Miocène et Pliocène en Bretagne (Introduction à la visite de quelques gisements). *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. XIII, p. 23-35, 1 carte, 1 tabl.

DURAND S., 1968. — Compte rendu sommaire des excursions. *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. XIII, p. 126-136, 4 fig., 1 carte.

Source : MNHN, Paris

ESTÉOULE-CHOUX J., 1967. — Contribution à l'étude des argiles du Massif Armoricain. Argiles des altérations et argiles des bassins sédimentaires tertiaires. Thèse Doctorat Sci. nat., Rennes, 319 p., 74 fig., 21 tabl.

ESTÉOULE-CHOUX J., MARGEREL J. P. et PARIS F., 1972. — Découverte d'argiles pliocènes fossilifères à 17 km au Nord-Est de Rennes. *C.R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, t. 274, p. 2276-2279, 2 fig.

FERRONNIÈRE G., 1910. — *Potamides* cf. *Basteroti* M. de Serres, à Saint-Jean-la-Poterie (Morbihan). *Bull. Soc. géol. fr.*, 4e sér., t. X, p. 481.

FERRONNIÈRE G., 1921. — Sur un lambeau de falun décalcifié découvert par M. Richard à la Gouretterie en Bouguenais (Loire-Inférieure) avec un essai sur la paléogéographie tertiaire de la région de la Basse-Loire. *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. II, fasc. spéc., p. 237-245, 8 fig.

FILATOVA Z. A., 1957. — Quelques représentants nouveaux de la famille des Astartidae (Bivalvia) des mers d'Extrême-Orient. *Trudy Inst. Okeanol., S.S.S.R.*, t. 23, p. 296-302, 5 fig.

FRANC A., 1960. — Classe des Bivalves. *In* : Pierre-P. Grassé, Traité de Zoologie. Masson, Paris, t. V, fasc. II, p. 1845-2133, fig. 1605-1802, pl. IX et X.

GANICHAUD B., 1921. — Note complémentaire sur les faluns de la Dixmerie en St-Julien de Concelles (L.-Inf.). *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. II, fasc. 3, p. 415-419.

GIGNOUX M., 1913. — Les formations marines pliocènes et quaternaires de l'Italie du sud et de la Sicile. *Annls Univ. Lyon*, n.s., I.-Sci., Méd.-fasc. 36, XXIV-693 p., 21 pl., 42 fig., tabl.

GINSBURG L., 1963. — Histoire paléontologique du Bassin de la Loire au Miocène. *Bull. Mus. naturalistes orléanais*, n.s., n° 21, p. 3-14.

GINSBURG L., 1970. — Les Mammifères des faluns helvétiens du Nord de la Loire. *C.R. Somm. Soc. géol. Fr.*, fasc. 6, p. 189-190.

GINSBURG L., JANVIER Ph., MORNAND J. et POUIT D., 1979. — Découverte d'une faune de Mammifères terrestres d'âge vallésien dans le falun miocène de Doué-la-Fontaine (Maine-et-Loire). *C.R. Somm. Soc. géol. Fr.*, (5-6), p. 223-227.

GLIBERT M., 1936. — Faune malacologique des sables de Wemmel. 1 : Pélécypodes. *Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belgique*, n° 78, 242 p., 75 fig., 7 pl., tabl.

GLIBERT M., 1945. — Faune malacologique du Miocène de la Belgique. 1 : Pélécypodes. *Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belgique*, n° 103, p. 1-266, 12 pl., 23 fig., tabl.

GLIBERT M., 1957. — Pélécypodes du Diestien, du Scaldisien et du Merxémien de la Belgique. 2e note. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*, t. XXXIII, n° 47, p. 1-28, 1 pl.

GLIBERT M., 1958. — Tableau stratigraphique des Mollusques du Néogène de la Belgique. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*, t. XXXIV, n° 32, p. 1-20, tabl.

GLIBERT M., 1962. — Révision de la faune d'Invertébrés du Diestien typique (Symposium sur la stratigraphie du Néogène nordique, Gand 1961). *Mém. Soc. belge Géol., Paléont., Hydrol.*, Bruxelles, n° 6, p. 40-55, 2 tabl.

GLIBERT M. et HEINZELIN J. de, 1955. — La faune et l'âge miocène supérieur des sables de Deurne. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*. I. Descriptions, t. 31, n° 71, p. 1-27, 1 fig., 1 tabl. ; II. Conclusions, t. 31, n° 72, p. 1-12.

GLIBERT M. et VAN DE POEL L., 1970. — Les Bivalvia fossiles du Cénozoïque étranger des collections de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. *Mém. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*, 2e sér., fasc. 84, 185 p.

GLIBERT M. et VAN DE POEL L., 1971. — Mollusques cénozoïques nouveaux ou mal connus. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*, t. 47, n° 17, p. 1-17, 12 pl.

GOLDFUSS A. 1837. — Petrefacta Germaniae, vol. I, fasc. 3, p. 141-224, pl. CXXII-CXLVI.

GRIPP K. von, 1940. — *Cardita laevicosta weingärteriana* n. var. und *Astarte magdalenae* n. sp. aus dem tierfsten obermiozänen Glimmerton. *Arch. Mollusken-Kunde*, Bd. 72, Num. 5/6, p. 145-151, fig.

GRUET M., 1969. — Livret-guide de l'excursion C 16 Bretagne-Anjou, VIIIe Congr. INQUA (Paris 1969) (en coll.).

HEERING J., 1950 a. — Pelecypoda (and Scaphopoda) of the Pliocene and older Pleistocene deposits of the Netherlands. *Meded. geol. Sticht.*, Maastricht, sér. C, IV, 1, n° 9, 225 p., 17 pl., 4 fig., 1 tabl.

Source : MNHN, Paris

HEERING J., 1950 b. — Miocene Pelecypoda of the Netherlands (Peel-Region). *Meded. geol. Sticht.*, Maastricht, sér. C, IV, 1, n° 10, 51 p., 8 pl.

HEINZELIN J. de, 1956 — Considérations nouvelles sur le Néogène de l'ouest de l'Europe. *Bull. Soc. belge, Géol., Paléont., Hydrol.*, Bruxelles, t. LXIV, fasc. 3, p. 463-476.

HINSCH W., 1952. — Leintende Molluskengruppen im Obermiozän und Unterpliozän des östlichen Nordseebeckens. *Geol. Jahrb.*, Hannover, Bd. 67, p. 143-194, 11 fig.

HINSCH W., 1961. — Die Entwicklung der Astartidae vom Oligocän bis heute. *Meyniana*, Bd. 10, p. 38-41, 1 tabl.

HÖRNES M., 1859-70. — Die fossilen Mollusken des Tertiaer-Beckens von Wien. Bd. II : Bivalven. *Abh. geol. Reuchsanst.*, Wien, Bd. IV, fasc. 1-5, 479 p., 85 pl.

JANSSEN A. W. et VAN DER MARK D., 1969. — Über einige zu Unrecht aus dem belgischen Miocän erwähnte Mollusken [1]. *Basteria.*, vol. 33, n° 1-4, p. 57-61.

JANSSEN A. W. et VAN DER SLIK L., 1974 a. — De fossiele schelpen van de Nederlandse stranden en zeegaten, tweede serie, 6[1]. *Basteria*, vol. 38, n° 3-4, p. 45-67, 3 fig., 14 pl.

JANSSEN A. W. et VAN DER SLIK L., 1974 b. — Bemerkungen zu der Astartiden. Fauna des jüngeren Känozoikums des Nordseebeckens. *Scripta geologica*, n° 22, p. 1-23, 3 fig., 4 pl.

JONKAIRE M. (de la), 1823. — Note sur le genre *Astarte*, Sowerby (Crassine, Lamarck). *Mém. Soc. Hist. nat. Paris*, t. I, p. 127-131, pl. VI.

KAUFFMAN E. G. et BUDDENHAGEN Ch. H., 1969. — Protandric sexual dimorphism in Paleocene *Astarte* (Bivalvia) of Maryland. *In* : Union geol. Sci., Series A, 1, Sexual dimorphism in fossil metazoa and taxonomic implications (Ed. G. E. G. Westermann). E. Schweizerbart'sche Verlag, Stuttart : p. 76-93, 2 fig.

KAUTSKY F., 1925. — Das Miocän von Hemmoor und Basbeck-Osten. Preussischen geologischen Landesanstalt, Berlin : 225 p., 12 pl., 1 tabl.

KERFORNE F., 1895. — Remarques sur les argiles fossilifères d'Apigné (Ille-et-Vilaine). *Bull. Soc. Sci. médic. ouest.*, t. IV, n° 4, p. 248-250.

KERFORNE F., 1903. — Sur le Redonien d'Ille-et-Vilaine. *Bull. Soc. sci. médic. ouest*, t. XII, n° 1, p. 3-8.

KERFORNE F., 1920. — Quelques observations sur la mer redonienne en Bretagne. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 170, p. 185-186.

KERFORNE F., 1921 a. — Sur les argiles coquillières de Séverac (Loire-Inférieure). *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. II, fasc. 1, p. 72.

KERFORNE F., 1921 b. — Notice géologique sur le département d'Ille-et-Vilaine. *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. II. fasc. 1, p. 16-63, carte.

LAMARCK J. B. de, 1835. — Histoire naturelle des Animaux sans vertèbres. 2e éd. revue et augmentée par G. P. Deshayes et H. Milne-Edwards. Tome 6. Histoire des Mollusques. J. B. Baillière, Paris : p. I-IV, 1-600.

LAMY E., 1919. — Révision des Astartidae vivants du Muséum d'Histoire naturelle de Paris. *J. Conchyl.*, 4e sér., t. XVIII, vol. LXIV, fasc. 2, p. 70-119, 3 fig.

LANCKNEUS J. et NOLF D., 1979. — Les otolithes des Téléostéens redoniens de Bretagne (Néogène de l'Ouest de la France). *Bull. Inst. géol. Bassin d'Aquitaine*, n° 25, p. 83-109, 2 fig., 4 pl.

LAURIAT A., 1973. — Essai de synthèse sur la climatologie de l'Atlantique européen au Néogène, d'après les Bivalves. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 277, sér. D, p. 1435-1438.

LAURIAT A., 1974. — Les sous-espèces redoniennes d'*Astarte omalii* Jonkaire, considérées d'un point de vue biogéographique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3e sér., n° 194, Sci. Terre 32, p. 177—182, 1 fig.

LAURIAT-RAGE A., 1975. — *Astarte (Astarte) sulcata redonensis* nov. subsp., Bivalve du Redonien. Intérêt stratigraphique et paléobiogéographique. *C.R. somm. Soc. géol. Fr.*, suppl. t. XVII, n° 4, fasc. 4, p. 101-103, 1 fig.

LAURIAT-RAGE A. et VERGNAUD GRAZZINI C., 1977. — Signification climatique des Bivalves du Pliocène de l'Ouest de la France (Redonien) d'après leur étude biogéographique et isotopique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, t. 284, p. 2475-2478, 2 fig.

LAURIAT-RAGE A. et RAGE J. C., 1978. — Le gisement redonien (Pliocène) de la Morellère, île d'Oléron. Étude préliminaire de sa faune de Bivalves. *Geobios*, n° 11, fasc. 1, p. 91-93.

Source : MNHN, Paris

LAURIAT-RAGE A., 1978. — Les Bivalves (Astartidae et autres groupes) du Redonien. Signification stratigraphique et paléobiogéographique. Thèse de Doctorat d'État, Paris VI, vol. I, 419 p., vol. II, 56 p., 38 fig., 34 pl., 3 tabl. Résumé de thèse. *Bull. Inf. Géologues Bassin de Paris*, t. 15, n° 3, p. 101-106.

LAURIAT-RAGE A., 1979. — Endémisme et polymorphisme chez les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique). 7e Réun. ann. Sci. Terre, Lyon, p. 278, Soc. géol. Fr. édit.

LAURIAT-RAGE A., 1980. — *Astarte (Digitariopsis) grueti* n. sp. et *Astarte (Digitariopsis) excurrens lardeuxi* n. subsp., Bivalves endémiques du Redonien (Pliocène de l'Ouest de la France). *Géobios*, n° 13, fasc. 4, p. 633-638, 2 fig.

LAURIAT-RAGE A., 1981. — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, nouv. sér., sér. C, Sci. Terre, t. XLV, 173 p., 8 fig., 18 pl., 1 tabl.

LEBESCONTE P., 103. — Sables rouges pliocènes des landes d'Apigné. *Bull. Soc. sci. médic. ouest*, t. XII, n° 2, 6 p.

LECOINTRE G., MARIE P., ROGER J., RANSON G. et VIGNEAUX M., 1952. — Recherches sur le Néogène et le Quaternaire marins de la côte atlantique du Maroc. Tome II, Paléontologie. *Notes et mém. Serv. Géol. Rabat*, n° 99, p. 1-173, 28 pl., 13 fig.

LEHMANN F., 1892. — Die Lamellibranchiaten des Miocäns von Dingden. *Verh. Naturhist. Ver pr. Rheinl., West., Osnabrück*, t. 49, p. 198-242, 4 pl.

LORIÉ J., 1886. — Contribution à la géologie des Pays-Bas. *Arch. Mus. Teyler, Haarlem, Paris, Leipsic*, sér. II, vol. II, 3e part., p. 109-240, 5 pl.

LUCAS G., 1952. — Étude microscopique et pétrographique de la coquille des Lamellibranches. *In* : Traité de Paléontologie (Dir. J. Piveteau). Masson, Paris, t. 2, p. 246-261, fig. 17-34.

MALATESTA A., 1960-63. — Malacofauna pleistocenica Grammichele (Sicilia). *Mem. serv. Desc. Cart., geol. Italica*, vol. XII, part I (1960), 196 p., 11 fig., 19 pl., tabl. ; part II (1963), p. 197-392, 20 fig., tabl.

MALATESTA A., 1974. — Malacofauna Pliocenica Umbra, (Memorie per servire alla descrizione della carta Geologica d'Italia). *Mem. serv. Desc. Cart. geol. Italica*, vol. 13, XII-498 p., 32 pl.

MARGEREL J. P., 1968. — Les Foraminifères du Redonien. Systématique, répartition stratigraphique, paléoécologie. Thèse, Nantes, 207 p., 41 fig., 44 pl., 10 tabl.

MARGEREL J. P., 1970. — Les Foraminifères des marnes à « *Nassa prismatica* » du Bosq d'Aubigny. *Bull. Soc. belge Géol., Paléont., Hydrol.*, Bruxelles, vol. 79, fasc. 2, p. 133-156, 3 pl.

MARGEREL J. P., 1971. — L'extension des dépôts redoniens à l'Est de Nantes, dans la région du Louroux-Bottereau. *C.R. somm. Soc. géol. Fr.*, fasc. 6, p. 323-325, 2 fig.

MARGEREL J. P., 1972. — Les Foraminifères du Néogène de l'Ouest de la France : intérêt paléoécologique et stratigraphique. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., t. XIV, p. 121-126.

MARGEREL J. P., BRÉBION Ph., BUGE E., LAURIAT A., 1976. — Découverte d'un bassin redonien à la Grousinière (commune de Rétiers, Ille-et-Vilaine). *Actes 97e Congr. Soc. sav. (Nantes 1972), Sect. Sci.*, t. II, 55-100, 9 fig., 2 pl., 8 tabl.

MARGUERIE D. et BIGOT D., 1977. — Contribution à l'étude du Pliocène en Mayenne. Le Redonien de Beaulieu-sur-Oudon (Mayenne). *Bull. Mayenne Sciences*, ann. 1975-77, p. 98-112, 8 fig.

MARIE P., 1958. — Sur la faune de Foraminifères des marnes à *Nassa* du bosq d'Aubigny. *Actes C.R. 83e Congr. Soc. sav. Aix-Marseille, Sect. Sci. géol. Coll. Miocène*, Paris, p. 239-246, 1 tabl.

MATON W. G. et RACKETT Th., 1807. — A descriptive catalogue of the British Testacea. *Trans. Linn. Soc. London*, t. VIII, p. 17-250, 5 pl.

MAYR E., 1974. — Populations, espèces et évolution. Harmann, Paris : 496 p., fig.

MENDES DA COSTA E., 1778. — Historia naturalis Testaceorum Britanniae, or the British Conchology. Messrs Millan, B. White, Elmsley and Robson, London, I-XII p., 254 p., I-VII p., 17 tabl.

MICHELOTTI G., 1847. — Description des fossiles des terrains miocènes de l'Italie Septentrionale. A. Aruz et Cie, Leide, 408 p., 7 pl., 1 tabl.

MILLET P. A., 1854. — Paléontologie de Maine-et-Loire. Cosnier et Lactèse, Angers : p. I-VIII, 1-187.

Source : MNHN, Paris

MILLET P. A., 1864-65. — Indicateur de Maine-et-Loire. Cosnier et Lactèse, Angers : t. 1, 1864, p. I-XVI, 1-754 ; t. 2, 1865, p. 1-616, 87 pl.

MILLET P. A., 1866. — Paléontologie ou description des fossiles nouveaux du terrain tertiaire marin ou terrain miocène supérieur du département du Maine-et-Loire. Cosnier et Lactèse, Angers : 36 p.

MILON Y. et DANGEARD L., 1922. — Sur une formation redonienne (Miocène supérieur) ravinant les argiles éocènes, à minerai de fer, au Sud de Rennes (Ille-et-Vilaine). *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 174, p. 117-119.

MILON Y. et LUCAS G., 1933. — Sur l'origine marine des sables pliocènes d'Ille-et-Vilaine. *C.R. somm. Soc. géol. Fr.*, n° 11, p. 175-176.

MONTAGU G., 1803. — Testacea britannica ; or British Shells. J. S. Hollis, Romsey ; J. White, London, I-XXXVII p., 606 p., 16 pl., 2 vignettes.

MOORE R. C., 1969. — Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Vol. 1-2, Mollusca 6. Bivalvia. Geological Society of America, Boulder, Colo.

NEAVERSON E., 1928. — Stratigraphical paleontology. A manual for students and field geologists. MacMillan, London : XIII-525 p., 70 fig.

NEWTON R. B., 1916. — On the conchological features of the Lenham sandstones of Kent and their stratigraphical importance. *J. Conchol.*, vol. 15, n° 2 : p. 54-64 ; n° 3 : 65-84, ; n° 4 : 97-118 ; n°5 : 137-149 ; pl. 1-4, tabl.

NICKLÈS M., 1950. — Mollusques testacés marins de la côte occidentale d'Afrique. (Manuels ouest-Africains, vol. II). Lechevalier, Paris : p. I-IX, 1-269, fig., tabl.

NORDSIECK F., 1969. — Die europäischen Meeresmuscheln (Bivalvia) Vom Eismeer bis Kapuerden, Mittelmeer und Schwarzes Meer. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 256 p., 1 fig., 26 pl., + 2 pl. couleur.

NORMAN C., 1890. — A revision of British mollusca. *Ann. Mag. nat. Hist.*, vol. 5, 6e ser., n° 30, art. LIX, p. 452-484, 1 carte.

NYST P. H., 1835. — Recherches sur les coquilles fossiles de la Province d'Anvers. Périchon, Bruxelles, II : 36 p., 5 pl.

NYST P. H., 1845. — Description des coquilles et des polypiers fossiles des terrains tertiaires de la Belgique. Hayez, Bruxelles : 697 p., 15 pl.

NYST P. H., 1878-81. — Conchyliologie des terrains tertiaires de la Belgique. Première partie. Terrain pliocène scaldisien. *Ann Mus. roy. Hist. nat. Belgique*, Bruxelles, sér. paléont., t. III, p. I-LVII, 1-263, 28 pl., 1 portrait.

OMALIUS D'HALLOY J. J. de, 1868. — Précis élémentaire de Géologie. 8e éd., Libr. europ. C. Muquardt, Bruxelles, p. I-VIII, 636 p., 3 dépl.

PANTANELLI D., 1893. — Lamellibranchi pliocenici. Enumerazione et sinonimia delle specie dell'Italia superiore e centrale. *Bull. Soc. malac. ital.*, vol. 17, p. 49-295.

PASTEUR-HUMBERT Ch., 1962. — Les Mollusques marins Testacés du Maroc. Catalogue non critique. II. — Les Lamellibranches et les Scaphopodes, *Trav. Inst. Sci. chérifien*, sér. zool., n°28, 184 p., 3 fig., 39 pl.

PENEAU J., 1921. — 1. Étude du Redonien de Saint-Julien-de-Concelles (La Dixmerie). *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. II, fasc. 1 1-C.R. séanc. Excurs., p. 169-173, 2 fig.

PEYROT A., 1906 — À propos du Falun de Saint-Denis-d'Oléron. *C.R. Séanc. Soc. linn. Bordeaux* (séance du 4 juillet 1906), p. XLIX-LIII.

PHILIPPI R. A., 1836. — Enumeratio molluscorum Siciliae cum viventium tum in tellure tertiarie fossilium, quae in itinere suo observavit. Schropp, Berolini, p. I-XIV, 268 p., 12 pl.

PHILIPPI R. A., 1846. — Abbildungen und Beschreibungen neuer oder wenig gekannter conchylien. Druck und Verlag von Theoder Fischer, Cassel, t. II, 231 p., 48 pl.

PICQUENARD Ch., 1895. — Les argiles fossilifères d'Apigné (I.-et-V.) et le falun de la Dixmerie (L.-Inf.). *Bull. Soc. sci. médic. ouest*, t. IV. n° 3, p. 204.

POLI I. X., 1795. — Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome. Ex regio typographeio, Parmae MDCCXCV, t. 2, 264 p., I-LXXVI p., 2 gravures.

POMEROL Ch., 1973. — Stratigraphie et Paléogéographie. Ère Cénozoïque (Tertiaire et Quaternaire). Doin, Paris : 269 p., 235 fig.

Source : MNHN, Paris

PONCET J., 1968. — Esquisse géologique du Pliocène de Basse-Normandie. *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne*, t. XIII, p. 37-40.

POTIEZ V. L. V. et MICHAUD A. L. G., 1844. — Galerie des Mollusques ou Catalogue méthodique descriptif et raisonné des Mollusques et coquilles du Muséum de Douai. T. 2. Baillière, Paris, 79 p., 70 pl.

RASMUSSEN L. B., 1956. — The Marine Upper Miocene of South Jutland and its Molluscan Fauna. *Danm. geol. Unders.*, København, II. Raekke, NR. 81, 166 p., 10 pl., 10 fig., tabl.

RASMUSSEN L. B., 1968. — Molluscan Faunas and Biostratigraphy of the Marine Younger Miocene Formations in Denmark. Part II : Palaeontology. *Danm. geol. Unders.*, København, II. Raekke, NR. 92, 265 p., 4 fig., 27 pl., tabl.

RAVN J. P.J., 1907. — Molluskfaunaen i Jyllands Tertiaeraflejringer. *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter*, t. 7, n° 3, p. 217-384, 9 pl., 1 carte.

REGTEREN-ALTENA C. O. van, 1937. — Bijdrage tot de Kennis der fossiele, subfossiele en recente mollusken, die op de Nederlandsche stranden aanspoelen, en hunner verspreiding. *Diss. Amsterdam N. Verh. Bataafsch Gen. Rotterdam*, (2), vol. 10, n° 3, p. I-XII, 1-184, 12 pl., 5 cartes, tabl.

REY R., 1964. — Le Redonien est-il Pliocène ? *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, t. LX, p. 15-23.

ROSSI-RONCHETTI C., 1952. — I tipi della « Conchiologia fossile subapenlna » di G. Brocchi (Lamellibranches). *Riv. ital. paleont. stratig.*, vol. 57, n° 1-4, p. 1-64, 24 fig. ; vol. 58, n° 1-2, p. 65-89, 37 fig.

SACCO F., 1899. — I Molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria. Carlo Clausen, Torino, parte XXVII, 76 p., 14 pl.

SALEUDDIN A. S. M., 1964. — The gonades and reproductive cycle of *Astarte sulcata* (Da Costa) and sexuality in *A. elliptica* (Brown). *Proc. Malac. Soc. London*, 36, part. 3, p. 141-148, 2 fig.

SERRES M. de, 1829. — Géognosie des terrains tertiaires. Pomathio-Durville, Montpellier, p. I-XCII, 276 p., 6 pl., tabl., 2 dépl.

SORGENFREI Th., 1958. — Molluscan assemblages from the Marine Middle Miocene of South Jutland and their environments. Vol. I. *Danm. geol. Unders.*, København, II. Raekke, NR. 79, 355 p., 23 fig., tabl.

SORGENFREI Th., 1958. — Molluscan assemblages from the Marine Middle Miocene of South Jutland and their environments. Vol. II. *Danm. geol. Unders.*, København, II. Raekke, NR. 79, p. 356-503, 76 pl., fig. 24-38, tabl.

SOWERBY J., 1817. — The Mineral Conchology of Great Britain. Vol. II. Arding et Merrett, London : 251 p., 99 pl.

SOWERBY J., 1826. — The Mineral Conchology of Great Britain. Vol. VI. Richard Taylor, London : 234 p., 106 pl.

SOWERBY G. B., 1855. — Thesaurus conchyliarum or monographs of genera of Shells. G. B. Sowerby, London, Bloomsbury, vol. II, p. 439-899, pl. XCII-CLXXXVI.

SOWERBY G. B., 1859. — Illustrated Index of British Shells. Simpkin, Marshall and Co., London, p. I-XV, 24 pl.

SPAINK G., 1968. — *Astarte omalii peelensis* n. ssp.; *Architectonica neerlandica* n. sp. and *Chrysallida andersoni* n. sp. from the Miocene of the Netherlands and Western Germany. *Basteria*, vol. 32, n° 1-3, p. 8-12, 1 pl.

SPAINK G., 1972. — Description of some species and subspecies of the genus *Astarte* from the Neogene of the Netherlands. *Basteria*, vol. 36, n° 1, p. 21-29, 1 pl.

SYMONS F. et RINGELE A., 1976. — Study of time — Related variability within genus *Astarte* (Bivalvia) : A Multivariate Approach. *Math. Geol.*, vol. 8, n° 2, p. 113-136, 7 fig., 7 tabl., 2 pl.

TEBBLE N., 1966. — British bivalve seeshells. B. Museum (Natural History), London : 212 p., 110 fig., 12 pl.

TEN BROEK A. N. Ch., 1949. — Plio-Pleistocene Astartidae van de zeeuwse stranden. *Zool. meded.*, Leiden, B, vol. 30, n° 10, p. 115-132, pl. VI-VII.

TERS M., 1961. — La Vendée Littorale. Étude de Géomorphologie. Presse des Imprimeries Oberthur, Paris : 578 p., fig., tabl., phot., dépl.

TERS M., BRÉBION Ph., BUGE E., CHEVALIER J. P., LAURIAT A. et MARGEREL J. P., 1970. — Le Redonien de la région de Palluau (Vendée). *Bull. B.R.G.M.*, 2e sér., sect. I, n° 2, p. 1-26, 2 fig., 4 tabl.

Source : MNHN, Paris

TESCH P., 1912. — Beiträge sur Kenntnis der marinen Mollusken im westeuropäicher Pliozänbecken. *Meded. Rijksopsp. Delfst.*, n° 4, 96 p.

VASSEUR G., 1881. — Recherches géologiques sur les terrains tertiaires de la France occidentale. Stratigraphie. 1re partie : Bretagne. *Bibl. Ec. h. Et. Sci. nat.*, t. XXIII, 1.-art. n° 1, 432 p., 29 fig., tabl., dépl.

VIAUD J. M., 1979. — Contribution à l'étude des dépôts tertiaires dans la région de Saint-Hilaire-de-Clisson (44). *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest de la France*, n.s., t. 1, p. 146-162, 4 fig., 6 pl., 5 tabl.

VIEILLARD E. et DOLLFUS G., 1875. — Étude géologique sur les terrains crétacés et tertiaires du Cotentin. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 2e sér., t. IX, p. 5-181, tabl., 1 dépl.

WEINKAUFF H. C., 1867. — Die conchylien des Mittelmeeres, ihre geographische und geologische Verbreitung. Band. I. Mollusca acephala. Th. Fischer, Cassel, p. I-XIX, 301 p., tabl.

WOOD S. V., 1850-82. — A Monograph of the Crag Mollusca. *Paleont. Soc.*, London, Part. II, Bivalves : vol. IV-IX (1850-57) et suppl. (1871-82).

ZBYSZEWSKI G., 1959. — Étude structurale de l'Aire typhonique de Caldas de Rainha. *Serv. geol. Portugal*, Lisboa, Mém. n° 3, n.s., 184 p., pl. A-G, 1-11, 3 fig., 1 carte, 1 dépl.

Distribué le *22 novembre 1982*

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

MUSEUM
PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ABRÉVIATIONS UTILISÉES POUR LA LÉGENDE DES PLANCHES

a = face externe
b = face interne
c = profil antérieur

VD = valve droite
VG = valve gauche

MA = Musée d'Angers.
FCA = Faculté catholique d'Angers.
UC = Université de Caen.
ML = Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie, Leiden.
MN = Muséum d'Histoire naturelle de Nantes.
UP = Université de Poitiers.
UR = Université de Rennes.
MNHN = Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
UPMC = Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Photos : D. Serrette et R. Kandaroun.

Photos M.E.B. : Ch. Weber et S. Laroche.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Espèces, sous-espèces et races du sous-genre *Astarte* au Redonien.

FIG. 1. — *Astarte (Astarte) omalii omalii* Jonkaire : VD ; Gourbesville ; × *1* ; (UC).

FIG. 2. — *Astarte (Astarte) omalii scalaris* Deshayes race de Palluau : VD ; Palluau (Puits Total) ; × *1* ; (R. 50.692 ; MNHN).

FIG. 3. — *Astarte (Astarte) omalii scalaris* Deshayes race nantaise : VD ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).

FIG. 4. — *Astarte (Astarte) omalii scalaris* Deshayes race angevine : VD ; Thorigné ; × *1* ; (MA).

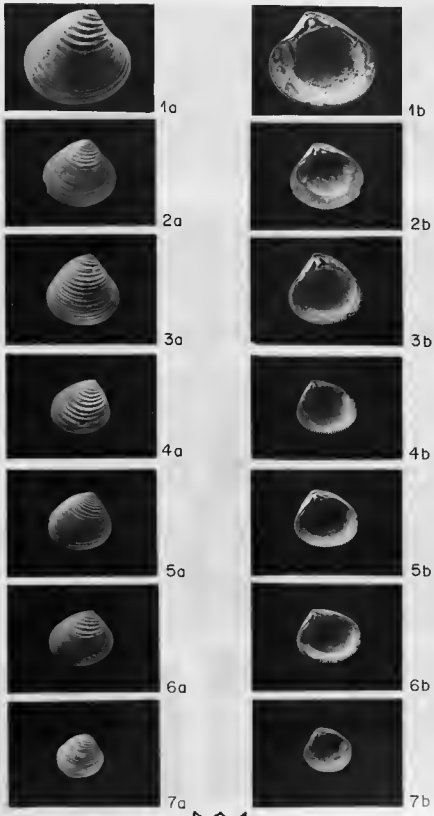
FIG. 5. — *Astarte (Astarte) fusca incrassata* (Brocchi) : VD ; St-Michel ; × *1* ; (MA).

FIG. 6. — *Astarte (Astarte) sulcata redonensis* Lauriat-Rage : VD ; St-Michel ; × *1* ; (MA).

FIG. 7. — *Astarte (Astarte) solidula* Deshayes : VD ; St-Clément ; × *1* ; (FCA).

BIBL DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 11

Comparaison entre *Astarte (Astarte) omalii omalii* Jonkaire, *Astarte (Astarte) basteroti* Jonkaire et *Astarte (Astarte) fusca incrassata* (Brocchi).

FIG. 1. — *Astarte (Astarte) basteroti* Jonkaire : VG ; Pliocène d'Anvers, Belgique ; × *1* ; (R. 50.693 ; MNHN).

FIG. 2. — *Astarte (Astarte) fusca incrassata* (Brocchi) : VG ; Pléistocène de Vallebiaia, Toscane, Italie ; × *1* ; (R. 50.694 ; MNHN).

FIG. 3. — *Astarte (Astarte) omalii omalii* Jonkaire : VD ; forme renflée ; Pliocène d'Anvers, Belgique ; × *1* ; (R. 50.695) ; MNHN).

FIG. 4. — *Astarte (Astarte) omalii omalii* Jonkaire : VD ; forme aplatie ; Pliocène, Belgique ; × *1* ; (UPMC).

FIG. 5. — *Astarte (Astarte) omalii omalii* Jonkaire : VG ; forme typique ; Gourbesville ; × *1* ; (UC).

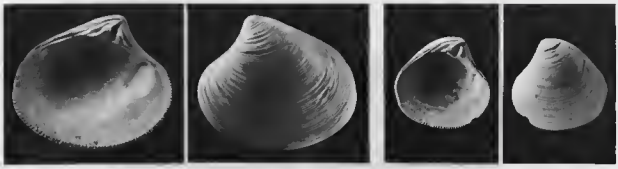
FIG. 6. — *Astarte (Astarte) omalii omalii* Jonkaire : VG ; forme bipartite aplatie ; Coralline Crag de Sutton, Angleterre ; × *1* ; (B. 35.419 ; MNHN).

FIG. 7. — *Astarte (Astarte) omalii omalii* Jonkaire : VG ; forme aplatie ; Coralline Crag du Suffolk, Angleterre ; × *1* ; (B. 35.420 ; MNHN).

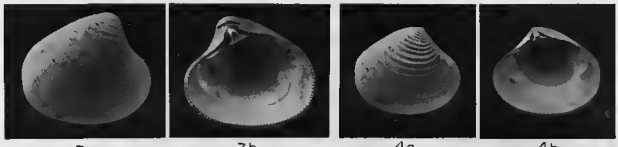
FIG. 8. — *Astarte (Astarte) omalii omalii* Jonkaire : VD ; forme bipartite intermédiaire ; Coralline Crag du Suffolk, Angleterre ; × *1* ; (R. 50.696 ; MNHN).

FIG. 9. — *Astarte (Astarte) omalii omalii* Jonkaire : VD ; forme renflée ; Coralline Crag du Suffolk ; × *1* ; (B. 35.418 ; MNHN).

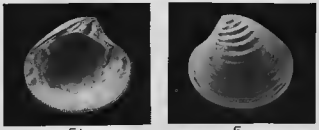
Source : MNHN, Paris



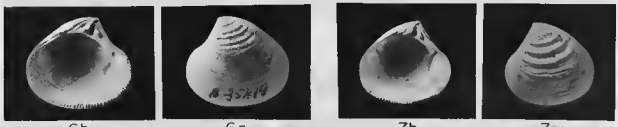
1b 1a 2b 2a



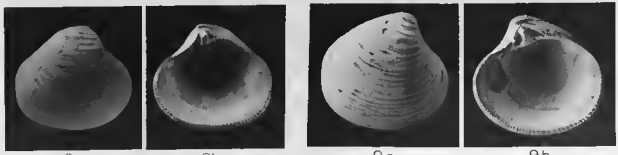
3a 3b 4a 4b



5b 5a



6b 6a 7b 7a



8a 8b 9a 9b

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Astarte (Astarte) omalii omalii Jonkaire : variations morphologiques.

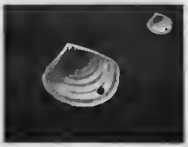
FIG. 1. — VD ; individu jeune ; Gourbesville ; × *3* ; (R. 50.697 ; MNHN).
FIG. 2. — VG ; Gourbesville ; × *1* ; (R. 50.698 ; MNHN).
FIG. 3. — VD ; « variant *elliptica* » ; Gourbesville ; × *1* ; (R. 50.699 ; MNHN).
FIG. 4. — VD ; « variant *undulata* » ; Gourbesville ; × *1* ; (R. 50.700 ; MNHN).
FIG. 5. — VG ; « variant *undulata* » ; Gourbesville ; × *1* ; (UPMC).
FIG. 6. — VD ; « variant *elliptica* » ; Gourbesville ; × *1* ; (R. 50.701 ; MNHN).

Les cartouches représentent la taille réelle.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

1a



1b

2b

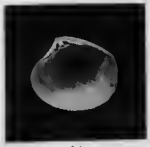
2a

3a

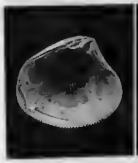
3b

4a

4c

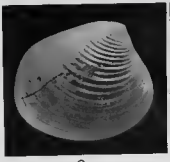


4b

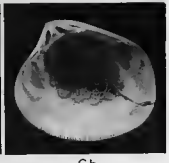


5b

5a



6a



6b

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

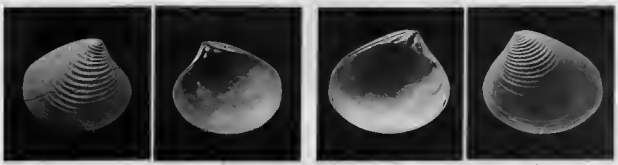
Astarte (Astarte) omalii omalii Jonkaire : variations morphologiques.

FIG. 1. — Spécimen complet ; forme typique ; Gourbesville ; × *1* ; (UC).
FIG. 2. — VD ; forme typique ; Gourbesville ; × *1* ; (R. 50.702 ; MNHN).
FIG. 3. — VD ; « variant *elliptica* » ; le Bosq d'Aubigny ; × *1* ; (R. 50.703 ; MNHN).
FIG. 4. — VD ; « variant *elliptica* » ; le Bosq d'Aubigny ; × *1* ; (R. 50.704 ; MNHN).
FIG. 5. — VD ; « variant *undulata* » ; le Bosq d'Aubigny ; × *1* ; (R. 50.705 ; MNHN).
FIG. 6. — VG ; « variant *elliptica* » ; le Bosq d'Aubigny ; × *1* ; (UC).
FIG. 7. — VG ; « variant *elliptica* » ; le Bosq d'Aubigny ; × *1* ; (R. 50.706 ; MNHN).
FIG. 8. — VG ; « variant *elliptica* » peu prononcé ; le Bosq d'Aubigny ; × *1* ; (UPMC).

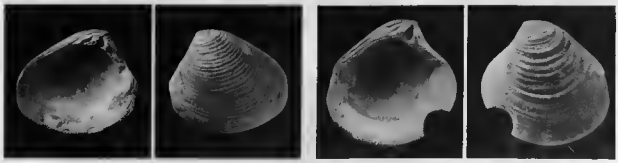
Source : MNHN, Paris

1a 1b 1c 2a

3a 3b 4a 4b



5a 5b 6b 6a



7b 7a 8b 8a

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

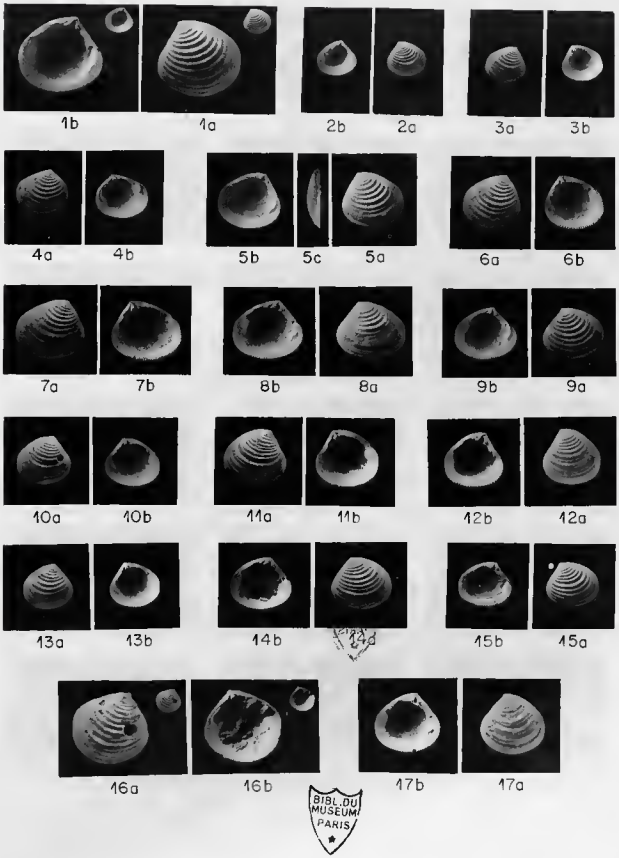
Astarte (Astarte) omalii scalaris Deshayes race angevine : variations morphologiques.

FIG. 1. — VG ; individu jeune ; Thorigné ; × *3* ; (MA).
FIG. 2. — VG ; forme bipartite ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 3. — VD ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 4. — VD ; forme subelliptique aplatie ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 5. — VG ; forme typique ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 6. — VD ; forme « en nucule » ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 7. — VD ; forme « en nucule » à ornementation incomplète ; Thorigne ; × *1* ; (MA).
FIG. 8. — VG ; forme subelliptique à ornementation incomplète ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 9. — VG ; forme subelliptique ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 10. — VD ; forme subtriangulaire ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 11. — VD ; forme subtriangulaire ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 12. — VG ; forme subtriangulaire et haute ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 13. — VD ; forme bipartite ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 14. — VG ; forme bipartite ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 15. — VG ; forme bipartite ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 16. — VD ; individu jeune ; Contigné ; × *3* ; (MA).
FIG. 17. — VG ; forme subtriangulaire ; Contigné ; × *1* ; (R. 50.707 ; MNHN).

Les cartouches représentent la taille réelle.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

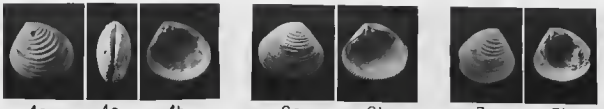
PLANCHE VI

Astarte (Astarte) omalii scalaris Deshayes race angevine : variations morphologiques.

FIG. 1. — Spécimen complet ; forme « en nucule » ; ? Miocène de la Beurelière ; × *1* ; (MA).
FIG. 2. — VD ; forme convexe à ornementation très atténuée ; Noëllet ; × *1* ; (MA).
FIG. 3. — VD ; forme subtriangulaire ; Noëllet ; × *1* ; (MA).
FIG. 4. — VG ; forme subtriangulaire et haute à ornementation atténuée ; St-Clément ; × *1* ; (FCA).
FIG. 5. — VG ; forme subelliptique ; St-Clément ; × *1* ; (R. 50.708 ; MNHN).
FIG. 6. — VG ; St-Michel ; × *1* ; (UPMC).
FIG. 7. — VD ; individu jeune ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.709 ; MNHN).
FIG. 8. — VD ; « var. a de Deshayes » ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.710 ; MNHN).
FIG. 9. — VG ; « var. a de Deshayes » ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.711 ; MNHN).
FIG. 10. — VD ; forme subtriangulaire ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.712 ; MNHN).
FIG. 11. — VD ; forme subtriangulaire ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.713 ; MNHN).
FIG. 12. — VG ; individu tendant morphologiquement vers *A. (A.) omalii omalii* Jonk. ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.714 ; MNHN).
FIG. 13. — VG ; forme subelliptique et convexe ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.715 ; MNHN).
FIG. 14. — VG ; forme subelliptique et convexe ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.716 ; MNHN).
FIG. 15. — VG ; forme typique ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.717 ; MNHN).
FIG. 16. — VD ; forme subelliptique aplatie ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.718 ; MNHN).
FIG. 17. — VG ; forme typique ; Sceaux ; × *1* ; (R. 50.719 ; MNHN).
FIG. 18. — VD ; forme subtriangulaire, haute et convexe ; Sceaux ; × *1* ; (MA).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris



BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

Astarte (Astarte) omalii scalaris Deshayes race nantaise : variations morphologiques.

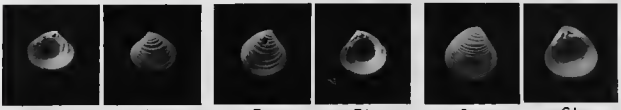
FIG. 1. — VG ; individu jeune ; le Pigeon-Blanc ; × *3* ; (UR).
FIG. 2. — VG ; individu jeune ; le Pigeon-Blanc ; × *3* ; (UR).
FIG. 3. — VG ; individu jeune ; le Pigeon-Blanc ; × *3* ; (MN).
FIG. 4. — VG ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 5. — VD ; forme typique ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 6. — VD ; forme haute ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 7. — VG ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 8. — VG ; forme haute ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 9. — VG ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 10. — VD ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 11. — VD ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 12. — VD ; forme typique ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 13. — VD ; ornementation incomplète ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 14. — VG ; forme bipartite et scalariforme tendant morphologiquement vers la race angevine ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (R. 50.720 ; MNHN).
FIG. 15. — VG ; valve à charnière inversée ; le Pigeon-Blanc ; × *1* ; (MN).
FIG. 16. — VG ; dent 2a plus petite que 4b ; le Pigeon-Blanc ; × *2* ; (FCA).
FIG. 17. — VG ; dent 2a plus grande que 4b ; le Pigeon-Blanc ; × *2* ; (FCA).
FIG. 18. — VD ; dent 5b très réduite ; le Pigeon-Blanc ; × *2* ; (FCA).
FIG. 19. — VD ; dent 5b de taille normale ; le Pigeon-Blanc ; × *2* ; (FCA).
FIG. 20. — VD ; dent 5b grande ; le Pigeon-Blanc ; × *2* ; (FCA).

Les cartouches représentent la taille réelle.

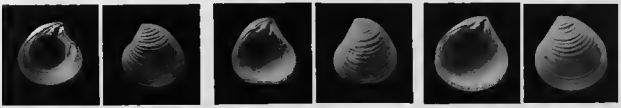
BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

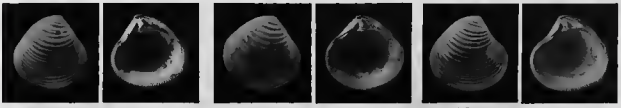
1b 1a 2b 2a 3b 3a



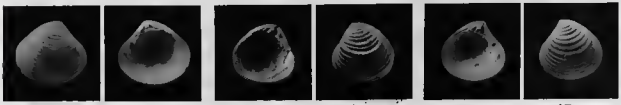
4b 4a 5a 5b 6a 6b



7b 7a 8b 8a 9b 9a



10a 10b 11a 11b 12a 12b



13a 13b 14b 14a 15b 15a

16b 17b 18b 19b 20b

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

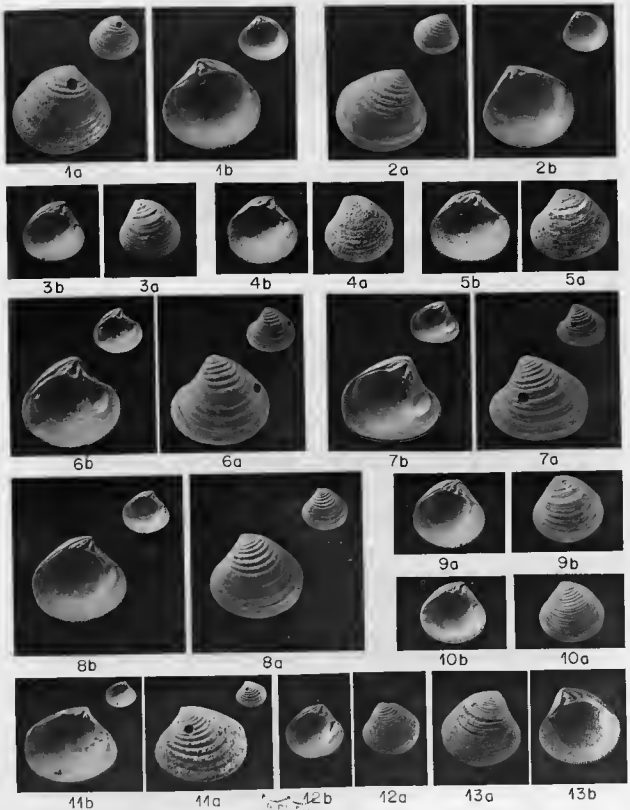
Astarte (Astarte) omalii scalaris Deshayes race nantaise ; variations mophologiques.

FIG. 1. — VD ; ornementation incomplète ; la Gauvinière ; × *2* ; (MN).
FIG. 2. — VD ; ornementation incomplète ; la Gauvinière ; × *2* ; (MN).
FIG. 3. — VG ; forme bipartite ; la Gauvinière ; × *1* ; (MN).
FIG. 4. — VG ; la Gauvinière ; × *1* ; (MN).
FIG. 5. — VG ; forme bipartite ; la Gauvinière ; × *1* ; (MN).
FIG. 6. — VG ; individu tendant vers la forme renflée d'*A. (A.) omalii omalii* Jonk. de Belgique ; la Gauvinière ; × *2* ; (MN).
FIG. 7. — VG ; individu comparable à la forme renflée d'*A. (A.) omalii omalii* Jonk. de Belgique ; la Gauvinière ; × *2* ; (MN).
FIG. 8. — VG ; ornementation incomplète ; la Gauvinière ; × *2* ; (MN).
FIG. 9. — VG ; tendance à la forme bipartite ; la Bégassière ; × *1* ; (R. 50.721 ; MNHN).
FIG. 10. — VG ; tendance à la forme bipartite ; la Bégassière ; × *1* ; (R. 50.722 ; MNHN).
FIG. 11. — VG ; individu jeune ; Pierre-Aiguë ; × *3* ; (coll. J. M. Viaud).
FIG. 12. — VG ; ornementation incomplète ; Pierre-Aiguë ; × *1* ; (coll. J. M. Viaud).
FIG. 13. — VD ; ornementation incomplète ; Pierre-Aiguë ; × *1* ; (coll. J. M. Viaud).

Les cartouches représentent la taille réelle.

BIBLIOTH. MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

Astarte (Astarte) omalii scalaris Deshayes race de Palluau ; variations morphologiques.

FIG. 1. — VD ; Palluau (Puits Total) ; × *1* ; (R. 50.723 ; MNHN).
FIG. 2. — VD ; Palluau (Puits Total) ; × *1* ; (R. 50.724 ; MNHN).
FIG. 3. — VD ; la Morelière ; × *1* ; (R. 50.725 ; MNHN).

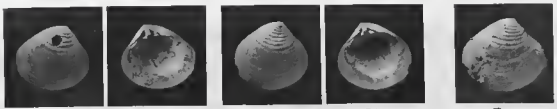
Astarte (Astarte) omalii scalaris Deshayes formes naines.

FIG. 4. — VD ; les Pierres-Blanches ; × *3* ; (R. 50.726 ; MNHN).
FIG. 5. — VG ; les Pierres-Blanches ; × *3* ; (R. 50.727 ; MNHN).
FIG. 6. — VD ; les Pierres-Blanches ; × *3* ; (R. 50.728 ; MNHN).
FIG. 7. — VG ; forme subelliptique ; les Pierres-Blanches ; × *3* ; (R. 50.729 ; MNHN).
FIG. 8. — VG ; individu jeune ; Sceaux ; × *3* ; (R. 50.730 ; MNHN).
FIG. 9. — VD ; forme subelliptique ; Sceaux ; × *3* ; (R. 50.731 ; MNHN).
FIG. 10. — VG ; forme subelliptique ; Noëllet ; × *3* ; (R. 50.732 ; MNHN).
FIG. 11. — VD ; forme subelliptique ; St-Michel ; × *3* ; (R. 50.733 ; MNHN).
FIG. 12. — VD ; forme subelliptique ; Pierre-Aiguë ; × *3* ; (coll. J. M. Viaud).
FIG. 13. — VD ; forme subelliptique ; la Gauvinière ; × *3* ; (MN).

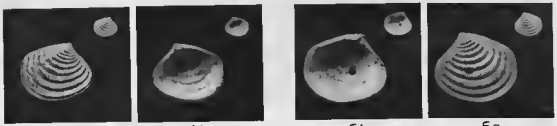
Les cartouches représentent la taille réelle.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

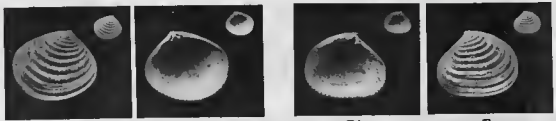
Source : MNHN, Paris



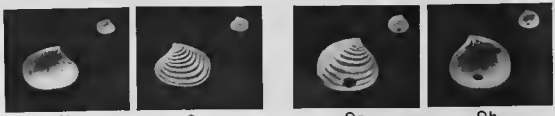
1a 1b 2a 2b 3a



4a 4b 5b 5a

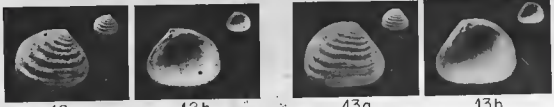


6a 6b 7b 7a



8b 8a 9a 9b

10b 10a 11a 11b



12a 12b 13a 13b

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X

Astarte (Astarte) solidula Deshayes : variations morphologiques.

FIG. 1. — VG ; forme typique ; Miocène de Touraine ; × *1* ; (UP).
FIG. 2. — VG ; forme subelliptique ; Miocène de la Peltière près Sepmes. I.-et-L. ; × *1* ; (UP).
FIG. 3. — VD ; forme subtriangulaire ; Miocène de la Peltière près Sepmes. I.-et-L. ; × *1* ; (UP).
FIG. 4. — VD ; forme typique ; St-Clément ; × *1* ; (FCA).
FIG. 5. — VG ; individu tendant morphologiquement vers *A. (A.) fusca incrassata* (Brocc.) ; St-Clément ; × *1* ; (FCA).
FIG. 6. — VG ; individu nain ; Thorigné ; × *3* ; (FCA).

Astarte (Astarte) fusca fusca (Poli).

FIG. 7. — VD ; Actuel, Méditerranée ; × *1* ; (R. 50.734 ; MNHN).
FIG. 8. — VG ; Actuel, Méditerranée ; × *1* ; (R. 50.735 ; MNHN).

Astarte (Astarte) fusca sallomacensis Cossmann et Peyrot.

FIG. 9. — VD ; Miocène de Salles, Gironde ; × *1* ; (R. 50.736 ; MNHN).

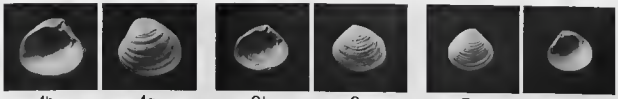
Astarte (Astarte) fusca incrassata (Brocchi) : variations morphologiques.

FIG. 10. — VG ; individu jeune ; Miocène de Mirebeau, Vienne ; × *3* ; (ML).
FIG. 11. — VD ; individu jeune ; St-Michel ; × *3* ; (MA).
FIG. 12. — VG ; individu jeune ; St-Michel ; × *3* ; (MA).
FIG. 13. — Spécimen complet ; ornementaton serrée ; St-Michel ; × *1* ; (MA).
FIG. 14. — VG ; forme subtriangulaire à ornementation complète ; St-Michel ; × *1* ; (MA).
FIG. 15. — VD ; forme « en nucule » ; St-Michel ; × *1* ; (MA).
FIG. 16. — VD ; forme « en nucule » ; St-Michel ; × *1* ; (MA).
FIG. 17. — VG ; forme typique ; St-Michel ; × *1* ; (MA).
FIG. 18. — VG ; ornementation serrée ; le Houx ; × *1* ; (coll. P. Boussard).
FIG. 19. — VD ; forme typique ; la Planche-au-Bouin ; × *1* ; (R. 50.737 ; MNHN).

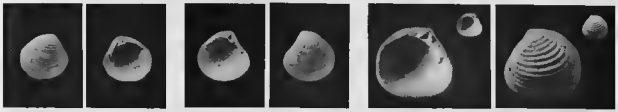
Les cartouches représentent la taille réelle.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

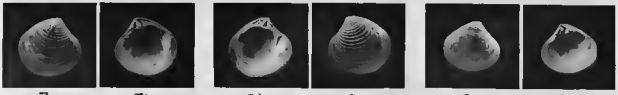
Source : MNHN, Paris



1b 1a 2b 2a 3a 3b

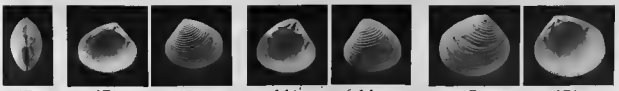


4a 4b 5b 5a 6b 6a



7a 7b 8b 8a 9a 9b

10b 10a 11a 12a



13c 13b 13a 14b 14a 15a 15b

16a 16b 17b 17a 18a 19a 19b

MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI

Astarte (Astarte) sulcata sulcata (Da Costa).

FIG. 1. — VG ; Actuel, Méditerranée ; × *1* ; (R. 50.738 ; MNHN).

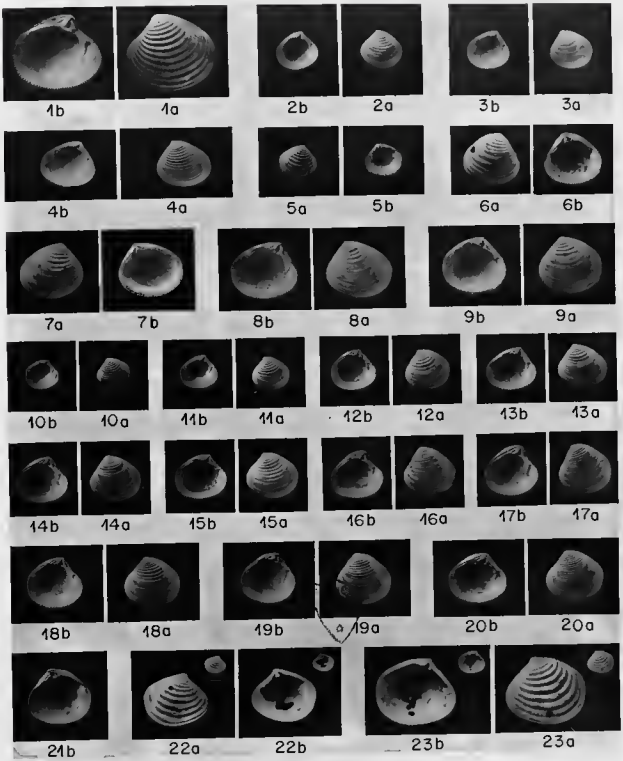
Astarte (Astarte) sulcata redonensis Lauriat-Rage : variations morphologiques.

FIG. 2. — VG ; holotype ; Apigné ; × *1* ; (UR).
FIG. 3. — VG ; forme typique ; Apigné ; × *1* ; (UR).
FIG. 4. — VG ; ornementation complète ; Langon ; × *1* ; (R. 50.739 ; MNHN).
FIG. 5. — VD ; Beaulieu ; × *1* ; (UR).
FIG. 6. — VD ; forme haute et convexe ; Beaulieu ; × *1* ; (UR).
FIG. 7. — VD ; forme « en nucule » ; St-Michel ; × *1* ; (MA).
FIG. 8. — VG ; forme « en nucule » ; St-Michel ; × *1* ; (MA).
FIG. 9. — VG ; forme subtriangulaire ; St-Michel ; × *1* ; (MA).
FIG. 10 à 20. — VG ; variations ontogéniques et individuelles ; le Houx ; × *1* ; (coll. P. Boussard).
FIG. 21. — VD ; valve à charnière inversée ; le Houx ; × *1* ; (coll. P. Boussard).
FIG. 22. — VD ; individu nain ; St-Clément ; × *3* ; (R. 50.740 ; MNHN).
FIG. 23. — VG ; individu nain ; St-Clément ; × *3* ; (R. 50.741 ; MNHN).

Les cartouches représentent la taille réelle.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XII

Astarte (Astarte) waeli Glibert.

FIG. 1. — VD ; St-Clément ; × *3* ; (R. 50.742 ; MNHN).

Astarte (Astarte) galeotti Nyst.

FIG. 2. — VD ; St-Clément ; × *3* ; (R. 50.743 ; MNHN).

Astarte (Digitariopsis) obliquata obliquata Sowerby.

FIG. 3. — VD ; individu jeune ; la Gauvinière ; × *3* ; (MN).
FIG. 4. — VG ; individu jeune ; Palluau (Puits Martineau) ; × *3* ; (R. 50.744 ; MNHN).
FIG. 5. — VD ; « variant *burtini* » ; le Girondor ; × *1* ; (MN).
FIG. 6. — VG ; « variant *burtini* » ; le Girondor ; × *1* ; (MN).
FIG. 7. — VD ; Palluau (Puits Martineau) ; × *1* ; (R. 50.745 ; MNHN).
FIG. 8. — VD ; individu jeune, forme naine ; le Pigeon-Blanc ; × *3* ; (FCA).
FIG. 9. — VD ; individu nain ; le Pigeon-Blanc ; × *3* ; (FCA).
FIG. 10. — VG ; individu nain ; le Pigeon-Blanc ; × *3* ; (FCA).

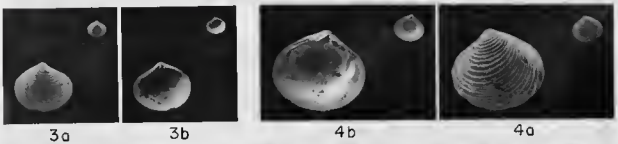
Astarte (Digitariopsis) obliquata striatula Deshayes.

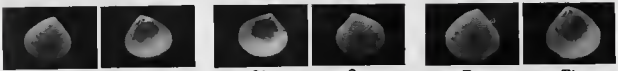
FIG. 11. — VD ; individu jeune ; St-Clément ; × *3* ; (FCA).
FIG. 12. — VG ; St-Clément ; × *1* ; (FCA).
FIG. 13. — VG ; St-Clément ; × *1* ; (FCA).
FIG. 14. — VG ; St-Michel ; × *1* ; (FCA).
FIG. 15. — VD ; Thorigné ; × *1* ; (MA).
FIG. 16. — VG ; Sceaux ; × *1* ; (MA).
FIG. 17. — VG ; Anjou ; × *1* ; (FCA).

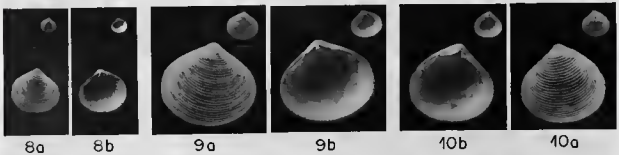
Les cartouches représentent la taille réelle.

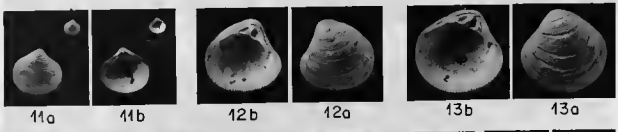
BIBL DU MUSEUM PARIS

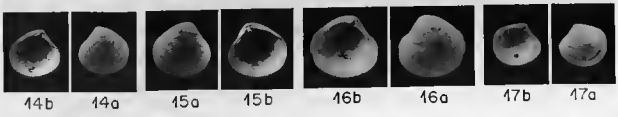
Source : MNHN, Paris











Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIII

Astarte (Digitariopsis) excurrens excurrens Wood race normande.

FIG. 1. — VD ; individu jeune ; Gourbesville ; × *3* ; (UPMC).
FIG. 2. — VG ; Gourbesville ; × *3* ; (UPMC).

Astarte (Digitariopsis) excurrens excurrens Wood race de Basse-Loire.

FIG. 3. — VG ; la Gauvinière ; × *3* ; (MN).
FIG. 4. — VG ; la Gauvinière ; × *3* ; (MN).
FIG. 5. — VD ; la Gauvinière ; × *3* ; (MN).

Astarte (Digitariopsis) excurrens lardeuxi Lauriat-Rage.

FIG. 6. — VG ; holotype ; St-Clément ; × *3* ; (FCA).
FIG. 7. — VD ; St-Clément ; × *3* ; (MA).
FIG. 8. — VD ; St-Clément ; × *3* ; (UPMC).
FIG. 9. — VG ; la Groussinière ; × *3* ; (R. 50.746 : MNHN).
FIG. 10. — VG ; Noëllet ; × *3* ; (MA).
FIG. 11. — VG ; St-Michel ; × *3* ; (MA).

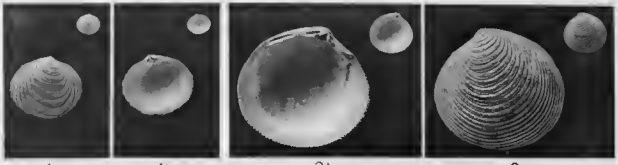
Goodallia parvula (Wood).

FIG. 12. — VD ; la Gauvinière ; × *3* ; (MN).
FIG. 13. — VG ; la Gauvinière ; × *3* ; (MN).
FIG. 14. — VD ; la Gauvinière ; × *3* ; (MN).

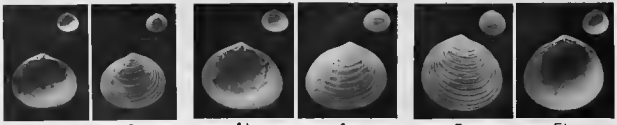
Les cartouches repésentent la taille réelle.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

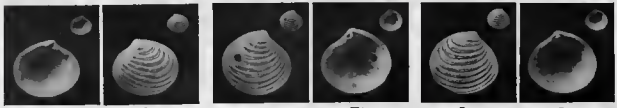
Source : MNHN, Paris



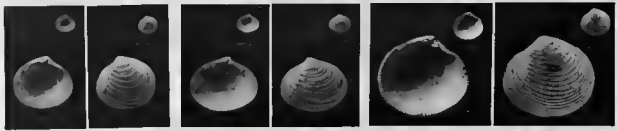
1a 1b 2b 2a



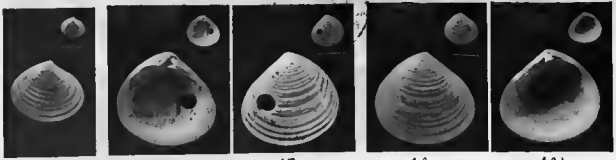
3b 3a 4b 4a 5a 5b



6b 6a 7a 7b 8a 8b



9b 9a 10b 10a 11b 11a



12a 13b 13a 14a 14b

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIV

Astarte (Digitariopsis) grueti Lauriat-Rage.

FIG. 1. — VG ; le Pigeon-Blanc ; × *3* ; (MA).
FIG. 2. — VD ; holotype ; St-Clément ; × *3* ; (MN).
FIG. 3. — VD ; St-Clément ; × *3* ; (MN).

Astarte (Digitariopsis) forbesi Wood.

FIG. 4. — VD ; St-Clément ; × *3* ; (MA).
FIG. 5. — VG ; St-Clément ; × *3* ; (FCA).

Astarte burdigalensis (Deshayes).

FIG. 6. — VD ; Beugnon ; × *3* ; (coll. G. Badillet).
FIG. 7. — VD ; St-Clément ; × *3* ; (R. 50.747 ; MNHN).
FIG. 8. — VD ; Sceaux ; × *3* ; (R. 50.748 ; MNHN).
FIG. 9. — VG ; les Pierres-Blanches ; × *3* ; (MA).

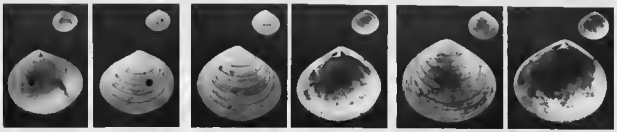
Digitaria digitaria (Linné).

FIG. 10. — VG ; les Pierres-Blanches ; × *3* ; (MA).
FIG. 11. — VG ; les Pierres-Blanches ; × *3* ; (MA).
FIG. 12. — VG ; St-Michel ; × *3* ; (MA).
FIG. 13. — VG ; le Pigeon-Blanc ; × *3* ; (MN).
FIG. 14. — VD ; le Pigeon-Blanc ; × *3* ; (MN).
FIG. 15. — VG ; la Gauvinière ; × *3* ; (MN).
FIG. 16. — VG ; Palluau (Puits Martineau) ; × *3* ; (R. 50.749 ; MNHN).
FIG. 17. — VG ; Palluau (Puits Martineau) ; × *3* ; (R. 50.750 ; MNHN).
FIG. 18. — VG ; la Morelière ; × *3* ; (R. 50.751 ; MNHN).

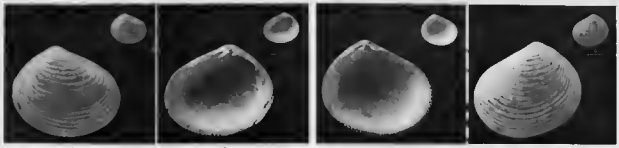
Les cartouches représentent la taille réelle.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

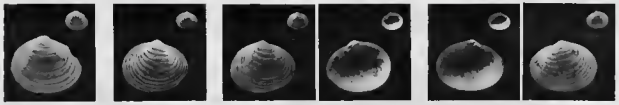
Source : MNHN, Paris



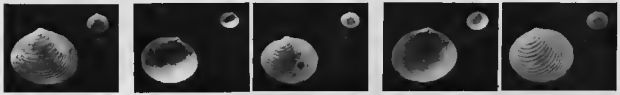
1b 1a 2a 2b 3a 3b



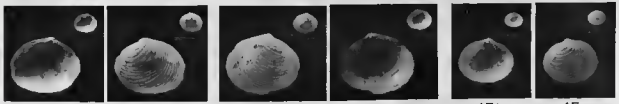
4a 4b 5b 5a



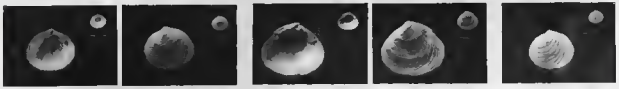
6a 7a 8a 8b 9b 9a



10a 11b 11a 12b 12a



13b 13a 14a 14b 15b 15a



16b 16a 17b 17a 18a

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XV

Digitaria digitaria forma *lanceolata*.

FIG. 1 et 2. — VG ; individus jeunes ; variations de l'ornementation ; Gourbesville ; × *3* ; (UPMC).

FIG. 3 et 4. — VG ; variations de l'ornementation ; Gourbesville ; × *3* ; (UPMC).

FIG. 5. — VD ; détail de l'ornementation ; Gourbesville ; × *12,5* ; (UPMC).

FIG. 6. — Détail de l'ornementation : pointe d'une lancéole recoupant les ondulations de la surface ; Gourbesville ; × *110*.

FIG. 7. — Détail de l'ornementation : strie recoupant les ondulations de la surface ; Gourbesville ; × *105*.

Digitaria digitaria (Linné).

FIG. 8. — Détail de l'ornementation : ponctuations de la surface ; la Morelière ; × *360*.

FIG. 9. — Détail de l'ornementation : ponctuations de la surface ; le Pigeon-Blanc ; × *2 000*.

Goodallia triangularis (Linné).

FIG. 10. — VD ; Vieux-Chartres ; × *4* ; (UR).

FIG. 11. — VG ; Vieux-Chartres ; × *4* ; (UR).

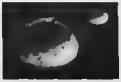
BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

1a

2a

3a



4b

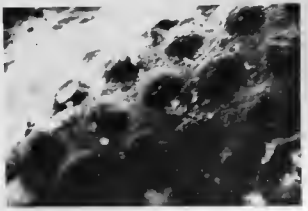
4a

5

6

7

8



9

10a

11a

10b

11b

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVI

Astarte (Digitariopsis) obliquata obliquata (Sowerby).

FIG. 1. — Individu jeune, forme naine ; détail des cordonnets ; × *50*.
FIG. 2. — Individu jeune, forme naine ; détail des cordonnets, ponctuations ; × *200*.
FIG. 3. — Individu nain ; détail des crénelures ; × *38,5*.
FIG. 4. — Individu nain ; détail des crénelures ; × *160*.

Astarte (Astarte) omalii scalaris Deshayes.

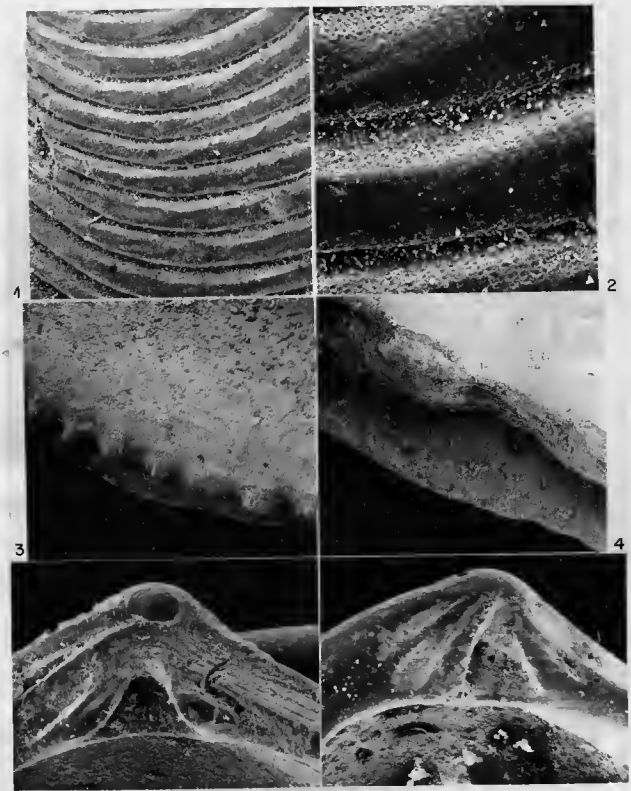
FIG. 5. — VG ; individu nain ; détail de la charnière ; les Pierres-Blanches ; × *50*.

Astarte (Astarte) solidula Deshayes.

FIG. 6. — VG ; détail de la charnière ; St-Clément ; × *25*.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 009 T

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

1 FEV. 1983

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Etbnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.

Cryptogamie (Mycologie, Algologie, Bryologie et Lichénologie). Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.

Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie.

Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Objets et Mondes. Laboratoire d'Etbnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.

Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.

Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Revue de Nématologie, Laboratoire de Zoologie (Vers).

Source : MNHN, Paris